AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 5-52 (2011)

Фотосинтез, Фотодыхание и Продуктивность Генотипов Пшеницы и Сои

Д.А. Алиев[1,2]
[1]*Отдел физиологии растений и биотехнологии Научно-исследовательского Института земледелия, Министерство сельского хозяйства Азербайджанской Республики, Пиршаги, Баку AZ1098, Азербайджан*
[2]*Отдел фундаментальных проблем биологической продуктивности, Институт ботаники НАН Азербайджана, Бадамдарское шоссе, 40, Баку AZ1073, Азербайджан, E-mail: aliyev-j@botany-az.org*

Представлены результаты многочисленных измерений, накопленные в течение 40 лет, по интенсивности газообмена с использованием инфракрасного газоанализатора (URAS-2T, Германия), по фотосинтетическому метаболизму углерода с применением $^{14}CO_2$ и по активности фермента первичной фиксации CO_2 РБФК/О у разнообразных генотипов пшеницы и сои, выращенных в посеве на большой площади и контрастных по параметрам фотосинтетических признаков и продуктивности. Установлено, что высокопродуктивные генотипы (7-9 т/га) пшеницы с оптимальной архитектоникой обладают более высокой интенсивностью ассимиляции CO_2 в онтогенезе листа. Для высокопродуктивных генотипов наряду с высокой интенсивностью потенциального и истинного фотосинтеза характерны высокие величины фотодыхания. Наблюдается параллельное увеличение интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе. Генотипы со средней (4-5 т/га) и низкой урожайностью (3 т/га) характеризуются относительно низкой интенсивностью ассимиляции CO_2 и низкой интенсивностью фотодыхания. Отношение истинного фотосинтеза и фотодыхания у генотипов с различной продуктивностью равно в среднем 3:1. Величина фотодыхания у контрастных генотипов составляет около 28-35% от интенсивности фотосинтеза. Изменение активности РБФ-оксигеназы в ходе развития флаговых листьев и у элементов колоса аналогично РБФ-карбоксилазной активности. Оксигеназная активность РБФ у высокоурожайных генотипов пшеницы выше по сравнению с низкоурожайными генотипами. Скорость биосинтеза основной транспортной формы углерода – сахарозы и продуктов гликолатного метаболизма также коррелирует со скоростью ассимиляции CO_2 и активностью РБФ/О. Высокопродуктивные генотипы характеризуются большей скоростью биосинтеза и суммарной величиной фонда глицин+серин, а также имеют более высокую интенсивность фотодыхания. Характер изменения скорости биосинтеза и суммарного фонда глицин+серин, соотношение карбоксилазно-оксигеназной активности РБФ и интенсивности ассимиляции CO_2 предрасполагают к параллельному изменению интенсивности фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе листа. Высокая интенсивность фотосинтеза и фотодыхания в совокупности с благоприятными фенотипическими признаками, оптимальным индексом листа и архитектоникой определяют высокую продуктивность генотипов пшеницы и сои. Исходя из этого, в противоположность создавшемуся за много лет представлению о расточительстве фотодыхания, результаты многочисленных измерений по различным аспектам фотодыхания позволяют утверждать, что фотодыхание является одним из эволюционно-сформировавшихся жизненно-важных метаболических процессов у зеленых растений. Стремление различными способами снизить этот процесс с целью повышения продуктивности растений несостоятельно. Впервые получен гомогенный препарат фосфогликолатфосфатазы (ФГФ-аза, КФ 3.1.3.18), ключевого фермента фотодыхания из эукариотического организма – зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* и расшифрованы его нуклеотидные и аминокислотные последовательности (NCBI Nucleotide 1:AB052169). Поскольку метаболические процессы фотодыхания в листе на свету протекают одновременно с фотосинтезом, возможно, выделенная энергия используется для обеспечения определенных реакций фотосинтеза.

Ключевые слова: *фотосинтез, фотодыхание, продуктивность, архитектоника, газообмен, метаболизм углерода, РБФК/О, генотипы пшеницы, генотипы сои, посев*

ВВЕДЕНИЕ

В основе высокой продуктивности растений ведущая роль принадлежит фотосинтезу (Алиев, 1974). Фотосинтез – это уникальный процесс, в ходе которого световая энергия используется для превращения двуокиси углерода в сахара. Приблизительно 92% всех сосудистых растений, использующих только путь Кальвина-Бенсона, относится к C_3-растениям, поскольку первым продуктом усвоения CO_2 у них является трехуглеродное соединение – 3-фосфоглицериновая кислота (ФГК). У растений, обладающих C_3-метаболизмом, одновременно с фотосинтезом протекает прямо противоположный процесс, который затрагивает как кислородный, так и углекислотный газообмен растения. Этот процесс происходит только на свету и связан с фотосинтетическим метаболизмом, и поэтому был назван фотодыханием. Фотодыхание открыто в 1955 году И. Деккером (Decker, 1955). Фотосинтез и фотодыхание – тесно связанные процессы, в основе которых лежит бифункциональная активность центрального фермента фотосинтеза - рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы (Рубиско, КФ 4.1.1.39). Процесс фотодыхания связан с оксигеназной активностью РБФК, функция которой состоит в фиксации углекислого газа (Lorimer and Andrews, 1973). Присоединение CO_2 к субстрату данного фермента приводит к образованию двух молекул фосфофглицериновой кислоты. Фермент Рубиско помимо сродства к CO_2 имеет и сродство к кислороду, в результате чего вместо двух молекул фосфофглицериновой кислоты образуется одна молекула фосфоглицериновой кислоты (идущая в цикл Кальвина) и одна молекула фосфогликолевой кислоты (с нее начинается фотодыхательный гликолатный цикл) (Ogren and Bowes, 1971). В ходе реакций фотодыхательного метаболизма поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Процесс фотодыхания требует согласованной работы трех органелл клетки: хлоропластов, пероксисом и митохондрий (Рис. 1). В клетках мезофилла пероксисомы, хлоропласты и митохондрии очень часто располагаются рядом, что является доказательством интенсивного обмена веществ между этими органеллами. В настоящее время достаточно хорошо изучен биохимический механизм протекания процессов фотодыхания. Начальный этап фотодыхания происходит в хлоропластах. По мнению большинства исследователей, исходным субстратом для процесса фотодыхания служит гликолат. Реакции, связанные с фотоокислительным превращением РБФ и образованием фосфогликолата, считаются ключевыми в процессе фотодыхания (Somerville and Ogren, 1979; Andersson, 2008). Под действием ключевого фермента фотодыхания - фосфогликолатфосфатазы (ФГФ-аза) фосфогликолат превращается в гликолат, который покидает хлоропласты и поступает в пероксисомы. Метаболизм углерода в фотодыхании описывает последовательность серии реакций так называемого «гликолатного пути», большая часть которых локализована в пероксисомах и митохондриях.

Фотосинтез и фотодыхание - это интенсивно протекающие процессы, затрагивающие редокс-обмен между внутреклеточными компартментами. В частности, фотодыхательный путь непосредственно взаимодействует с каскадами редокс-сигналов, контролирующих рост и развитие растений, а также защитные ответные реакции.

Процесс фотодыхания изучается более 50 лет. За длительное время исследований интенсивность фотодыхания фигурировала в качестве отрицательной величины в определении зависимости продуктивности растений от фотосинтеза. Многие исследователи фотодыхания, оценивая его значения, полагали, что потери углерода при фотодыхании происходят за счет использования свежеобразованных продуктов, в связи с чем этот процесс представлялся расточительным. Исходя из этого, предлагалось искать пути ингибирования или снижения процесса фотодыхания с помощью биохимических средств или генетическим способом с целью повышения продуктивности растений (Zelitch, 1966, 1971, 1973, 1975; Zelitch and Day, 1973; Hough, 1974; Chollet and Ogren, 1975; Kelly and Latzko, 1976; Ogren, 1976, 2003; Servaites and Ogren, 1977; Holaday and Chollet, 1984; Somerville, 2001; Igarashi et al., 2006; Long et al., 2006; Kebeish et al., 2007; Khan, 2007; Mueller-Cajar and Whitney, 2008; Maurino and Peterhansel, 2010; Peterhansel et al., 2010; Peterhansel and Maurino, 2011). Однако поиск видов с низким уровнем фотодыхания и высокой продуктивностью не увенчался успехом. Любое вмешательство в функции растения приводило к снижению роста и продуктивности. Небольшая часть исследователей считала фотодыхание полезным в жизни растений (Barber, 1998; Evans, 1998; Eckardt, 2005). Если учесть очень высокие скорости фотодыхания, сравнимые только со скоростями фотосинтеза, оставалось непонятным, почему столь расточительный процесс растраты энергии не исчез в ходе эволюции. Наоборот, возник сложный ферментный аппарат для рециклации фосфогликолата – неизбежного продукта РБФ-оксигеназной реакции (Tolbert, 1997). По сути то, что фотодыхание не полностью исчезло у эволюционно продвинутых C_4-растений (Dever et al., 1995; Zelitch et al., 2008), а также обнаружение у них фотодыхательных ферментов

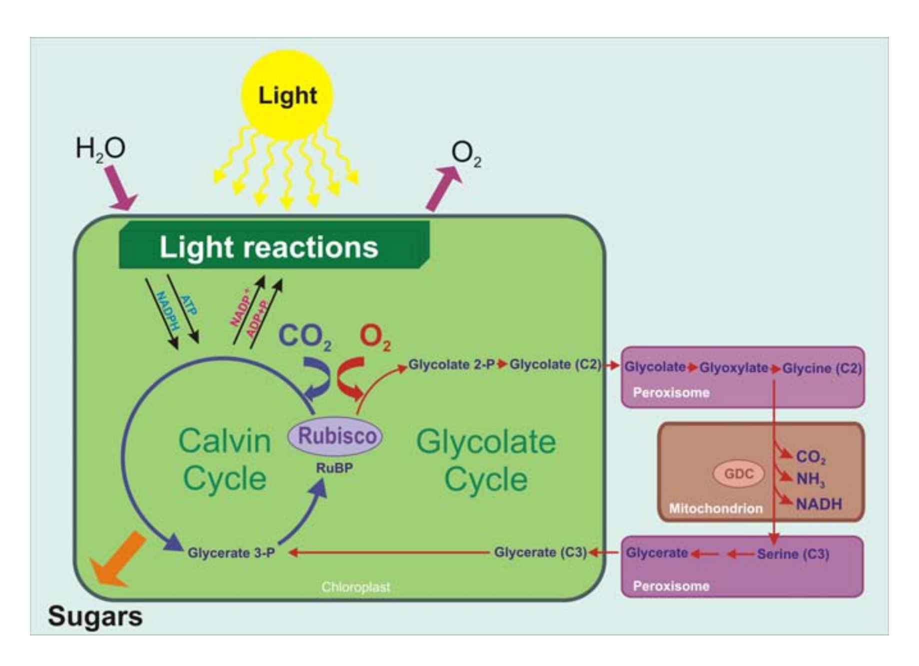


Рис. 1. Схематическое изображение фотосинтеза и фотодыхания.

(Popov et al., 2003; Majeran et al., 2005) отражает функциональную значимость этого пути. Изучение фотодыхания занимает центральное место в истории современной биологии растений (Eckardt, 2005; Maurino and Peterhansel, 2010; Peterhansel et al., 2010; Peterhansel and Maurino, 2011). Многие ученые работают над разрешением этой дилеммы. Открыты пути последовательности биохимических реакций, гены ключевых ферментов фотодыхания, энергетика, редокс-сигналы, транспортеры фотодыхательных интермедиатов (Leegood et al., 1995; Booker et al., 1997; Wingler et al., 1999; Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002; Eisenhut et al., 2006; Schwarte and Bauwe, 2007; Foyer et al., 2009; Peterhansel et al., 2010). Однако, нет единогласного мнения о роли этого процесса в фотосинтезе и продуктивности растений. Особенно важно отметить, что исследования по фотодыханию проводились, в основном, в контролируемых лабораторных условиях. Результаты таких исследований не могут отображать реальные условия окружающей среды.

В настоящей работе представлены многолетние результаты экспериментов по взаимосвязи интенсивности фотосинтеза, фотодыхания и продуктивности генотипов пшеницы и сои, выращенных в полевых условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для достижения поставленной цели создан богатейший генофонд пшеницы, охватывающий несколько тысяч генотипов – стародавние, аборигенные генотипы народной селекции и интродуцированные из мирового генофонда, в частности, ***CIMMYT, ICARDA*** и др. региональных центров мира, контрастные по фотосинтетическим признакам, продуктивности и толерантности к водному стрессу (Рис. 2). Генотипы были выращены в идентичных полевых условиях на большой площади на опытном участке Апшеронской экспериментальной базы Института земледелия при оптимальном режиме минерального питания и водообеспечения, а также в фитотроне (Рис. 3). Генотипы также выращивали при нормальном водообеспечении и при сильном дефиците воды, установленном в отделе физиологии растений Института земледелия в результате многолетних исследований морфофизиологических особенностей данных сортов. Площадь учетной делянки – 54 м^2, повторность опытов – не менее 4. Объектами исследований служили многочисленные разнообразные генотипы озимой пшеницы, наиболее характерные из которых приведены в данной работе. Основными признаками подбора этих генотипов служили урожайность, фенотипические показатели растений (длина стебля, площадь и архитектоника листовой поверхности и др.), продолжительность вегетативного периода и другие морфофизиологические признаки, а также устойчивость к засухе (Рис. 4 - 11) (Алиев и Казибекова, 1977; Алиев и др., 1982; Алиев, 1983, 2002). По ориентированным под теми или иными углами наклона листьям растения создают посев с поникающими (угол наклона 30-40º от вертикали), полувертикальными (20-27º) и прямостоячими (10-18º) листьями. Сорта интенсивного типа – короткостебельные, листья с вертикальной ориентацией, высокоурожайные; экстенсивного типа – длинностебельные, с поникающими листьями и

горизонтальной ориентацией, низкоурожайные. Были использованы контрастные по архитектонике сорта мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Гырмызы гюль и Азаматли-95 – короткостебельные (длина стебля 85-90 и 60-75 см, соответственно), интенсивные, с вертикально ориентированными мелкими листьями, высокоурожайные (7-9 т/га), Гийматли-2/17 – короткостебельный (85-95 см), интенсивный, с широкими поникающими листьями, высокоурожайный (7 т/га) и Kansas-63323 – среднестебельный (90 см), с мелким колосом и мелкими листьями и урожайностью 3 т/га; сорта твердой пшеницы (*Triticum durum* L.): Ширaслан-23 и Гарагылчыг-2 – короткостебельные (78 и 82-85 см), интенсивные, с вертикальной ориентацией листьев, с потенциальной урожайностью 6-8 т/га, Шарк и Кавказ – среднестебельные (110-120 см), полуинтенсивные, с полувертикальным расположением листьев, среднеурожайные (4-5 т/га), Овиачик-65 (***CIMMYT)*** **-** короткостебельный (60-70 см), с прямостоячими листьями, средним урожаем 6 т/га, Гырмызы бугда и Сары бугда – длинностебельные (150-180 и 125-150 см), экстенсивные, с поникающими листьями с горизонтальной ориентацией и урожайностью 3 т/га. Кроме сортов Kansas-63323, Овиачик-65 (***CIMMYT***) и Кавказ (***Краснодарский НИИСХ***), все остальные являются сортами местной селекции (Рис. 12) (Каталог, 2000; Алиев, 2006).

Объектами исследования служили также генотипы сои (***Glycine max* (L.) Merr.**), отличающиеся по росту (40-110 см), продолжительности вегетационного периода, урожайности (2-4 т/га) и другим морфофизиологическим признакам (Рис. 13). Все генотипы выращены в полевых условиях на большой площади с соблюдением правил опытного дела (Рис. 14). Опыты проводились на орошаемом участке экспериментальной базы Азербайджанского НИИ земледелия.

В течение онтогенеза определяли основные показатели фотосинтетической деятельности: площадь листьев, стеблей, колосьев, интенсивность фотосинтеза и фотодыхания.

Для измерения интенсивностей газообмена листьев различных ярусов и других ассимилирующих органов использовали инфракрасный газоанализатор URAS-2T («Хартман и Браун», Германия) с короткой экспозицией в атмосфере $^{14}CO_2$ целого растения в посевах (Рис. 15). Пределы измерений - 0,005-0,05 % CO_2, погрешность ±0,5 % от верхнего предела шкалы (Вознесенский, 1977; Алиев и др., 1996 а). Величина концентрации CO_2 в исследуемом воздухе регистрировалась автоматическим самописцем. Измерения велись в открытой системе в токе воздуха, включенном по дифференциальной схеме (Карпушкин, 1971). Для этого исходный поток воздуха делится на две части. Одна половина проходит через осушитель водяных паров, заполненный хлористым кальцием, через фильтр, далее через контрольную кювету газоанализатора. Другая половина проходит через листовую камеру, осушитель, фильтр, затем измерительную кювету. Скорость тока воздуха через всю систему регулировали при помощи игольчатых кранов и ротометра. При этом газоанализатор регистрировал разность концентрации CO_2 на входе и выходе листовой камеры. По разности концентрации CO_2 и по скорости проходящего воздуха через листовую камеру определяли интенсивность газообмена листьев, заключенных в листовую камеру. Для измерений использовали герметичную камеру-прищепку площадью 0,1 дм^2, которая имеет два входа и выхода тока воздуха, отдельно омывающих верхнюю и нижнюю части листовой поверхности.

Во время измерений камера подключалась к неотдаленным от растения листьям различных ярусов с сохранением их естественного расположения и ориентации и экспонировалась на солнечном свету до выхода газообмена на стационарный уровень. Перед каждым измерением газообмена определяли концентрацию CO_2 в воздухе в непосредственной близости от камеры с листом. Ночное дыхание определяли с использованием описанной аппаратуры без включения термостата – в условиях установившейся ночной температуры. В жаркое время дня для предотвращения перегрева листьев в камере использовали световой фильтр СЗС-24 (Вознесенский, 1977; Алиев и др., 1996 а). Фотодыхание определяли двумя методами - в атмосфере без CO_2 и в атмосфере с пониженным содержанием кислорода (2%) (Šesták et al., 1971; Ахмедов, 1986). В первом случае после выхода фотосинтеза на стационарный уровень через камеру с листом пропускается воздух, лишенный CO_2. Прирост CO_2 на выходе из камеры служит показателем для расчета фотодыхания. По второму методу после выхода фотосинтеза на стационарный уровень в камеру подавали воздух с пониженным содержанием кислорода и измеряли полученные значения фотосинтеза. Величину фотодыхания определяли как разницу между значением фотосинтеза при низком и обычном содержании кислорода в воздухе.

Газоанализатор был размещен в передвижной лаборатории - автомашине, что позволяло осуществлять многочисленные измерения на посевах различных генотипов за короткое время при сохранении высокой чувствительности установки в полевых условиях и, не нарушая естественный ход физиологических процессов в целых растениях (Рис. 15).





Рис. 2. Генофонд пшеницы Института земледелия.



Рис. 3. Опытные посевы Отдела физиологии растений и биотехнологии Института земледелия.





Рис. 4. Генотипы пшеницы с контрастной архитектоникой.





Рис. 5. Сорт пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Гырмызы гюль с идеальной архитектоникой.





Рис. 6. Сорт пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Гийматли-2/17.





Рис. 7. Сорт пшеницы (*Triticum durum* L.) Баракатли-95.





Рис. 8. Засухоустойчивые сорта пшеницы (*Triticum* L.), выведенные Отделом физиологии растений и биотехнологии Института земледелия.



Рис. 9. Профессор Джалал Алиев на экспериментальном пшеничном поле Института земледелия.



Рис. 10. Генотип озимой пшеницы.





Рис. 11. Опытные посевы Института земледелия.





Рис. 12. Сорта пшеницы (*Triticum durum* L.) и (*Triticum aestivum* L.), выведенные Отделом физиологии растений и биотехнологии Института земледелия.



Рис. 13. Генотипы сои (*Glycine max* (L.) Merr.) – низкоурожайный (Волна) и высокоурожайные (Комсомолка и Высокорослая-3) (слева-направо).



Рис. 14. Посевы генотипов сои в период интенсивного роста.






Рис. 15. Приборы, используемые для изучения фотосинтеза и фотодыхания в полевых условиях.

Фотосинтетический метаболизм углерода и утилизация основных продуктов фотосинтеза изучались радиометрическим методом при естественных концентрациях CO_2 (0,03%) и O_2 (21%) (Алиев и др., 1996 а, б). В экспериментах для введения $^{14}CO_2$ в различные органы растений использовалась открытая газовая система. Необходимый запас воздуха с меченой углекислотой готовился и содержался под высоким давлением в 10-ти литровом стальном баллоне с игольчатым краном. Использовалась термостатированная листовая камера объемом 50 см^3, изготовленная из органического стекла. Для введения $^{14}CO_2$ в целые растения использовали прозрачные полиэтиленовые мешочки. Опыты проводились при прямом солнечном освещении. Вначале фотосинтез выводился на стационарный уровень в токе атмосферного воздуха, после этого через листовую камеру пропускали меченый воздух из баллона со скоростью 1 л/мин с удельной радиоактивностью 1000 мБк/л CO_2. После 10-минутной экспозиции растения извлекали из листовой камеры и быстро фиксировали кипящим этиловым спиртом. Повторность экспериментов 4-5 кратная. Радиохимический анализ фиксированного растительного материала проводился по общепринятой методике (Вознесенский и др., 1965; Кээрберг и др., 1970). Водно-спирторастворимые продукты разделяли при помощи двумерной хроматографии на бумаге. Измерение радиоактивности фракций и отдельных соединений проводилось сцинтилляционным счетчиком SL-30 в диоксановом сцинтилляторе стандартным составом. Радиоактивность фракций и отдельных соединений просчитывали с учетом коэффициента самопоглощения.

В полевых условиях для исследования

транспорта и распределения продуктов фотосинтеза в листья определенных ярусов в процессе фотосинтеза в течение 15-20 мин вводился $^{14}CO_2$ с естественной концентрацией и удельной радиоактивностью 200 мБк/л CO_2 с дальнейшим приготовлением образцов для определения их радиоактивности. После окончания экспозиции (20 мин) камеру снимали с растения и через 24 ч или в конце вегетации растения извлекали из почвы, фиксировали сухим жаром, расчленяли на анализируемые части и сушили. После определения массы органов их измельчали, готовили образцы (Алиев и др., 1996 б) и определяли радиоактивность. Радиоактивность рассчитывали на единицу массы и на орган. Радиоактивность образцов измерялась торцовым счетчиком СБТ-13 в слое полного поглощения.

Интенсивность истинного фотосинтеза определялась в коротких экспозициях (15-30 сек) в $^{14}CO_2$. Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза и темнового дыхания на свету измерялись инфракрасным газоанализатором INFRALYT-4. Доля фотодыхания оценивалась исходя из значений истинного и наблюдаемого фотосинтеза, а также темнового дыхания (Джангиров, 1987).

Для определения активности ферментов листья пшеницы промывали, срезали оба конца и гомогенизировали механическим дезинтегратором типа MPW-302 в течение 3 мин в 0,05 М трис-HCl буфере, pH 8,5, содержащем 1мМ дитиотрейтола (ДТТ), 5 мМ $MgCl_2$, 1 мМ ЭДТА, 1% поливинилпирролидона К-25 («FERAK»). Гомогенизацию элементов колоса проводили в ступке после разделения колоса на отдельные элементы. Гомогенат отжимали через 4-слойную марлю и центрифугировали 10 мин при 1000×g, затем 30 мин при 5000×g. Осадок отбрасывали, а супернатант служил источником исследуемых ферментов.

Активность РБФК определяли спектрофотометрическим методом («ULTRASPEC, LKB», Швеция) при оптической плотности 340 нм и 30ºС, основанном на количественном определении 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК) в присутствии фосфоглицераткиназы и глицеральдегидфосфатдегидрогеназы (Алиев и др., 1988, 1996 а; Aliyev et al., 1996). Реакционная среда содержала 0,05 М трис-HCl буфер, pH 7,8, 0,05 M $NaHCO_3$, 0,01 M $MgCl_2$, 0,005 M DTT, 0,01 M ATP, 0,25 mM NADH, 0,3 mM РБФ, 10 Е глицеральдегидфосфатгидрогеназы, 10 Е фосфоглицераткиназы и 0,2-0,4 мг белка исследуемого препарата. Контрольный вариант содержал все компоненты, кроме NADH.

Активность РБФ/О измеряли амперометрическим методом (Романова, 1980; Алиев и др., 1988, 1996 а; Aliyev et al., 1996). Реакционная среда содержала 50 мМ трис-HCl буфер, pH 8,6, 5 М $MgCl_2$, 0,5 мМ РБФ, 1-3 мг белка предварительно активированного ферментного препарата. Фермент активировали инкубацией его при комнатной температуре в течение 5-10 мин в присутствии 10 мМ $NaHCO_3$ и 5 мМ $MgCl_2$ при pH 8,6.

Скорость электронного транспорта измеряли спектрофотометрическим методом.

Ассимиляционную поверхность листьев измеряли с помощью автоматического измерителя площади «ААС-400» («Kayashi» Delkon Co LTD, Япония). Удельную поверхностную плотность листа рассчитывали по отношению его сухой массы к площади.

Показатели водного режима определялись согласно методике (Методические указания ВИРа, 1987; Boyer, 1995). Повторность определения относительного содержания воды и водного дефицита была десятикратной.

Определение белка в растворах производили по методу Лоури (Lowry et al., 1951).

Все этапы очистки фермента ФГФ-азы проводились при температуре 4°С. Клетки *Chlamydomonas reinhardtii* 2137 mt+ выращивались фотоавтотрофно при естественном уровне концентрации CO_2 (продувание воздухом) при 25°С как было описано ранее (Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002). ФГФ-азу обнаруживали с использованием метода окрашивания на активность в виде белой полосы после инкубации гелей в течение 15 мин при 25°С в 20 мМ MES-BTP буфере (pH 8,3), содержащем 5 мМ $MgCl_2$, 5 мМ $CaCl_2$ и 4 мМ фосфогликолат. Неокрашенная полоса ФГФ-азы была вырезана и гомогенизирована или в буфере А (pH 7,1), содержащем 5 мМ $MgCl_2$, для сбора очищенной ФГФ-азы, или же в Трис-HCl (pH 6,8), содержащем 1% SDS, 2% меркаптоэтанола и 0,001% бромфенола синего, для нанесения на 12,5% SDS-ПААГ.

Разделенные на ПААГ электрофорезе в присутствии Ds-Na белки после промывания геля водой в течение 5 мин., используя аппаратуру полусухого переноса (TransBlot SD, Bio-Rad laboratories, Hercules, CA, США), переносили на поливинилидин-дифлюоридную (PVDF) мембрану. После окрашивания мембраны 0,025%-ным Кумасси бриллиантовым синим R-250 в 40% метаноле, пептидную полоску вырезали и, используя Applied Biosystem Model 577 A (Foster City, CA, США), проводили определение N-концевой аминокислотной последовательности посредством расщепления аминокислот по методу Эдмана.

Нуклеотидную последовательность ДНК определяли, используя набор реактивов (Big Dye Terminator DNA Sequencing Kit) и секвенатор ABI PRISM 377 DNA Sequencer (Applied Biosystems,

Foster City, CA, США) (Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002).

На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки, рассчитанные по данным не менее 4-х биологических повторностей. Полученные данные статистически обработаны. Статистическая обработка - стандартная (Каплан, 1970; Доспехов, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

60-ти летними комплексными исследованиями фотосинтеза и продуктивности разнообразных генотипов пшеницы в естественных условиях выращивания были определены признаки и показатели фотосинтеза генотипов в посевах, с ходами и величинами которого продуктивность коррелирует наиболее тесно. При этом выделяется основное: 1) архитектоника; 2) ассимиляция CO_2; 3) активность листа в течение суток и вегетации и прочее. Одним из аспектов исследования является фотодыхание.

Согласно разработанной нами ранее концепции (Алиев, 1974; Алиев и Казибекова, 1979, 1988), оптимальная высота растений и благоприятное расположение листьев в посеве компактных форм способствуют эффективному усвоению энергии солнечной радиации и нарастанию вегетативных и хозяйственно ценных органов, т.е. активизируют те узловые звенья продуктивности, которые, в конечном итоге, определяют высокую урожайность сорта «идеального» типа (Алиев, 1983).

Исследованиями многообразия генотипов пшеницы с различными величинами фотосинтетических показателей и продуктивности во взаимосвязи с факторами минерального питания, воды, света и др. показан широкий диапазон вариабельности ассимиляции CO_2 в онтогенезе в зависимости от морфофизиологических признаков генотипов и их донорно-акцепторных отношений (Aliev and Kazibekova, 1995).

В ходе формирования флагового листа интенсивность фотосинтеза постоянно возрастает и достигает максимального значения в фазе колошения (Рис. 16). В обмене CO_2 у самых активных листьев в онтогенезе обнаружено 2 максимума: первый – перед выходом в трубку и второй – перед колошением. Важен поиск генотипов с отсутствием или менее выраженным падением интенсивности фотосинтеза в этот период. При этом высокоурожайные генотипы обладают более высокой интенсивностью поглощения CO_2 во всех периодах жизнедеятельности флагового листа, за исключением периода, охватывающего конец налива зерна. Наблюдаемый характер углекислотного газообмена в конце вегетации у различных генотипов, вероятно, во многом был связан с ранним отмиранием листьев нижележащих ярусов у экстенсивных генотипов. Однако, снижение ассимиляции CO_2 флаговыми листьями генотипов интенсивного типа, по сравнению с экстенсивными, в этот период компенсируется за счет активного поглощения CO_2 листьями нижних ярусов. Высокоурожайные сорта по интенсивности фотосинтеза листьев верхних ярусов (флаговый и второй сверху) значительно превосходят (до 1,5 раза) низкоурожайные сорта.

У сортов интенсивного типа с наилучшей архитектоникой растений в утренние и, особенно, в вечерние часы интенсивность фотосинтеза выше, а послеполуденная депрессия фотосинтеза наступает позже и выражается значительно слабее, чем у сортов полуинтенсивного и экстенсивного типов. Суммарный фотосинтез за день у высокопродуктивных сортов выше, чем у низкоурожайных.

Изучение динамики интенсивности фотосинтеза в онтогенезе показало наличие многократных пиков, характерных для генотипов в зависимости от архитектоники в период определения интенсивности фотосинтеза.

Установлено, что интенсивность фотодыхания у сортов интенсивного типа выше, чем у экстенсивных. Интенсивность фотодыхания достигает своего максимума в фазе колошения, после чего начинается спад (Рис. 17).

У высокоурожайного сорта фотодыхание в периоды от трубкования до формирования и налива зерна держится на высоком уровне, чем у низкоурожайного. С повышением интенсивности фотосинтеза повышается и интенсивность фотодыхания. Фотодыхание следует за ходом фотосинтеза, чем интенсивнее фотосинтез, тем интенсивнее фотодыхание. Дневной ход фотодыхания в общих чертах совпадает с дневным ходом фотосинтеза листьев в различных фазах развития растения. Однако фотодыхание начинается в более поздние часы, чем фотосинтез и прекращается раньше, кривая его хода одновершинна.

Интенсивность ассимиляции CO_2 листьями и другими фотосинтезирующими органами определяется величиной и структурой этих органов, архитектоникой растений как при индивидуальном выращивании, так и в посеве, донорно-акцепторными отношениями, генетически обусловленными у каждого генотипа с учетом всех факторов воздействия (Aliyev, 2001 a). Усредненные результаты из многочисленных измерений представлены в таблице 1.

Генотипы пшеницы характеризуются по величинам – длина, ширина площади листьев,

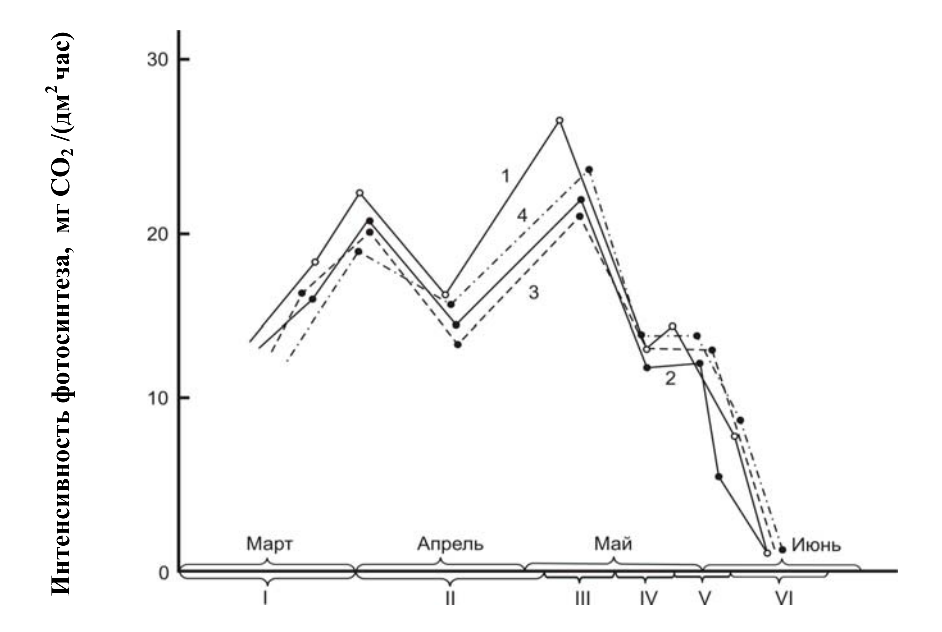


Рис. 16. Онтогенетические изменения интенсивности ассимиляции CO_2 у различных генотипов пшеницы:
1 – Овиачик-65, 2 – Шарк, 3 – Гырмызы бугда, 4 – Кавказ;
I – выход в трубку, II – колошение, III – цветение, IV – формирование и налив зерна.

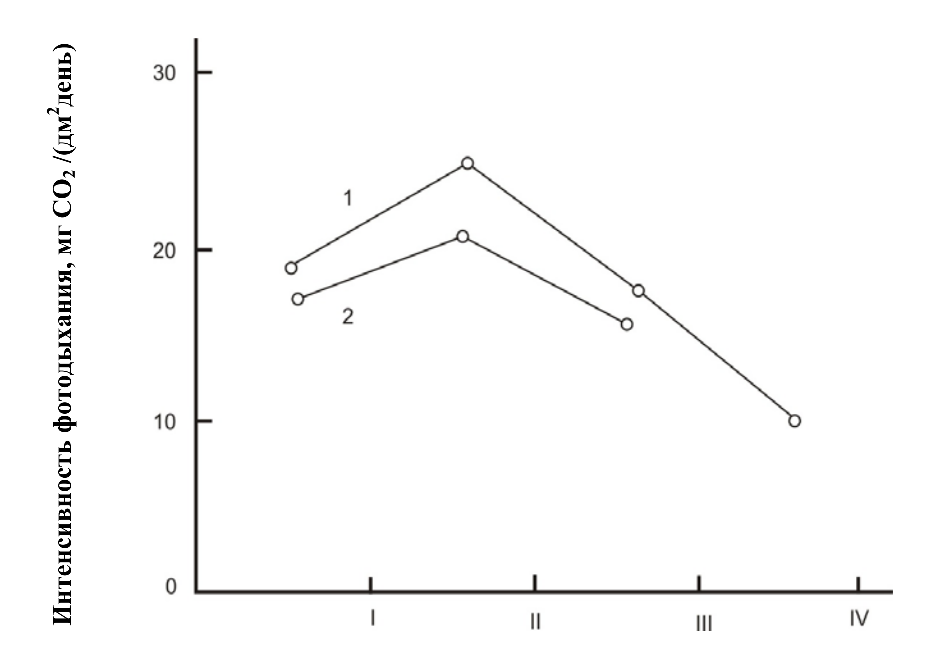


Рис. 17. Онтогенетический ход суммарного фотодыхания у высокопродуктивного (Овиачик-65 – (1)) и низкопродуктивного (Гырмызы бугда – (2)) генотипов:
I – выход в трубку, II – колошение, III – цветение, IV – формирование и налив зерна.

удельная поверхностная плотность (УПП), угол наклона от стебля и положение в пространстве, создающие оптимальную архитектонику наиболее благоприятную для турбулентности и высокой интенсивности ассимиляции CO_2, и, возможно, длительной активной деятельности всех листьев, колоса и других нелистовых органов в период формирования зерна.

Генотипы в два-три раза меньшей площадью листьев дают одинаковый или больший урожай зерна по сравнению с крупнолистными. Генотип Гырмызы бугда с площадью флагового листа 28 см^2 дает 3 т/га, а генотипы с 18-19 см^2 – 7- 9 т/га. У высокоурожайных генотипов – 7-9 т/га площади

Таблица 1. Интенсивность ассимиляции CO_2 и фотодыхания, площадь флагового листа и урожайность зерна генотипов пшеницы

	Генотипы	Потенциальная урожайность зерна, т/га	Средняя площадь флагового листа, см^2	Интенсивность, мг CO_2 /дм^{2}ч	
				Фотосинтез	Фотодыхание
Triticum aestivum L.	Азаматли-95	9	19	34,0±1,7	12,4±0,5
	Гийматли-2/17	7	47	25,2±1,4	8,1±0,4
	Гырмызы гюль	7	18	36,5±2,1	10,9±0,6
Triticum durum L.	Гырмызы бугда	3	28	21,3±1,1	6,2±0,3

* Измерения проводились в фазе колошения – максимальной интенсивности фотосинтеза и завершения формирования роста листа

флаговых листьев различаются примерно в 3 раза. Исследованные сорта озимой пшеницы значительно различаются по интенсивности ассимиляции CO_2 флагового листа. Более высокие значение параметров отмечены у Гырмызы гюль и Азаматли-95, тогда как наиболее низкая ассимиляция CO_2 была обнаружена для сорта Гырмызы бугда. Вертикально ориентированные мелкие листья, создавая оптимальную архитектонику, возможно, способствуют относительно высокой ассимиляции CO_2 функционирующих листьев всех ярусов за период налива зерна.

Сравнительное исследование интенсивности фотосинтеза генотипов пшеницы с контрастной архитектоникой в течение суток показало, что дневные изменения интенсивности фотосинтеза листьев независимо от яруса листьев и генотипов характеризуются двухвершинными кривыми, показывающими резкое возрастание интенсивности фотосинтеза в утренние часы и снижающимися в вечерние (Рис. 18). Фотосинтез флаговых листьев начинается, примерно, около 6 ч утра, быстро возрастает с восходом солнца и достигает своего максимального значения к 11 ч. Затем интенсивность фотосинтеза снижается, и в полдень наблюдалось ее самое низкое значение. После полуденной депрессии фотосинтеза в 17 ч наблюдается второй пик, который повышает фотосинтез.

Не все мелколистные могут быть высокоурожайными. Не все крупнолистные генотипы высокоурожайные или низкоурожайные. Крупнолистным высокоурожайным генотипам необходима достаточная водообеспеченность.

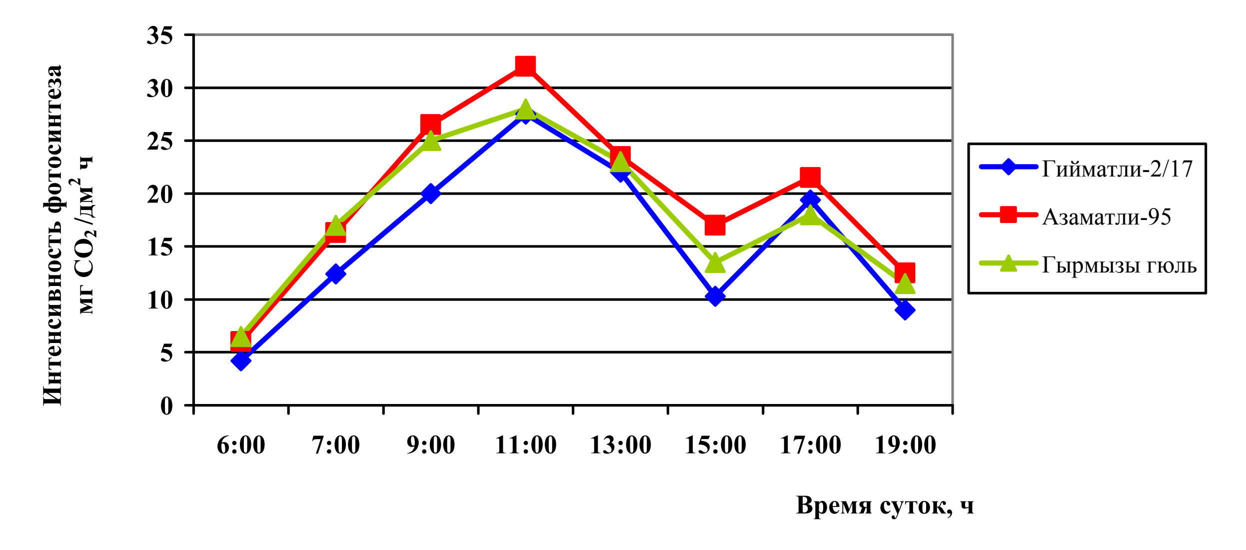


Рис. 18. Суточный ход CO_2 газообмена флаговых листьев генотипов пшеницы с различной архитектоникой в фазе молочной спелости.

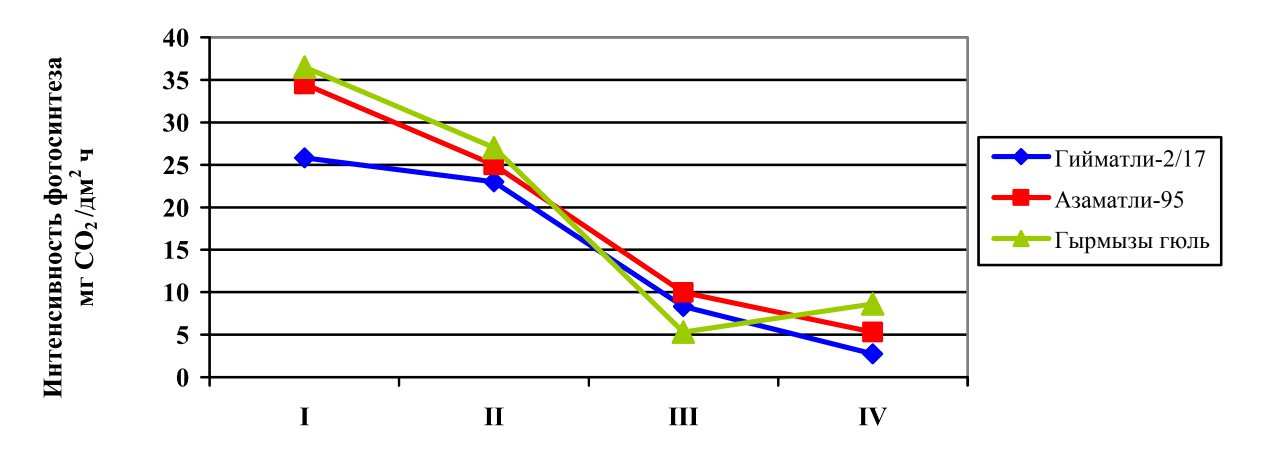
В познании связи ассимиляции CO_2 и фотодыхания с продуктивностью растений учет основных параметров их архитектоники также является существенным (Рис. 19). Данные показывают, что генотипы с вертикально ориентированными короткими и узкими листьями (20-30 $см^2$), высокой удельной поверхностной плотностью – 600 мг/100 $см^2$, способные к стабильной продолжительной интенсивной ассимиляции CO_2 (30-40 мг/$дм^2$час) и с высокой толерантностью к водному стрессу, формируют до 10 т/га урожая зерна.

Высокая интенсивность ассимиляции CO_2 не сопровождается низкой интенсивностью фотодыхания. Для высокопродуктивных генотипов характерны высокие величины фотодыхания. Генотипы с урожайностью зерна 7-9 т/га обладают и высокой интенсивностью ассимиляции CO_2, и высокой активностью фотодыхания при соответствующей архитектонике. У генотипов со средней (4-5 т/га) и низкой урожайностью (3 т/га) относительно низкая интенсивность ассимиляции CO_2 и низкая интенсивность фотодыхания.

Данные по газообмену хорошо согласуются с полученными значениями активности ферментов, участвующих непосредственно в фиксации CO_2.

Флаговые листья высокоурожайных генотипов интенсивного типа имеют более высокую активность РБФК и карбоангидразы по сравнению с экстенсивными генотипами во все периоды их формирования (Алиев и др., 1988, 1996 а). Активность РБФ-карбоксилазы, как и интенсивность ассимиляции CO_2, с начала формирования флаговых листьев монотонно увеличивается, достигает своего максимума в конце колошения и затем уменьшается до конца вегетации (Рис. 20). В отличие от них, у высокорослых сортов пшеницы экстенсивного типа активность указанных ферментов, несколько раньше, достигнув своего максимума, быстро падает.

Обращает на себя внимание тот факт, что в ходе развития флаговых листьев активности ферментов карбоангидразы и РБФ-карбоксилазы у исследованных генотипов пшеницы изменяются параллельно, что может свидетельствовать о согласованной работе этих ферментов (Алиев и др., 1988, 1996 а; Aliev and Kazibekova, 1995; Aliyev et al., 1996). Такая корреляция обнаруживается меж-



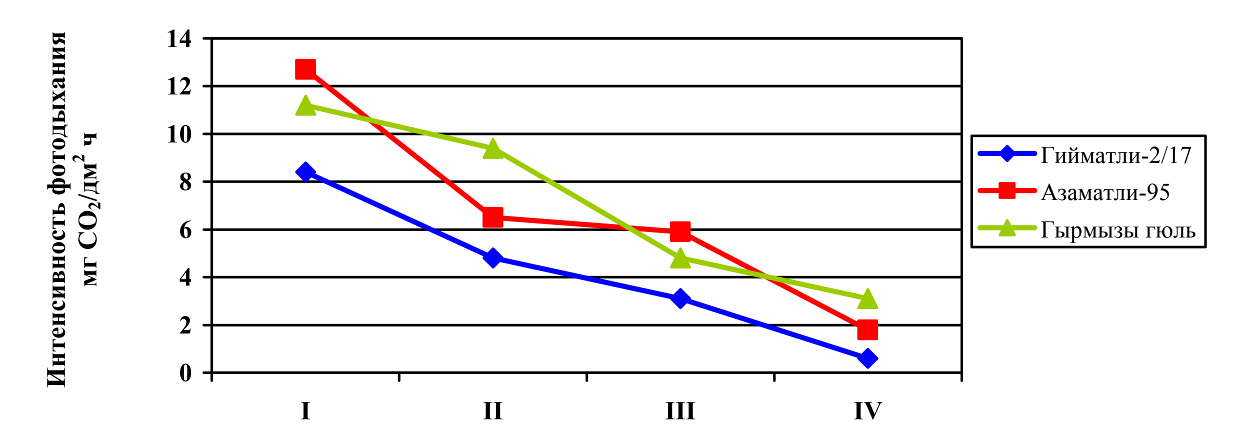


Рис. 19. Онтогенетические изменения интенсивности фотосинтеза (А) и фотодыхания (Б) у генотипов пшеницы с различной архитектоникой:
I – колошение-цветение, II – молочная спелость, III - конец молочной спелости, IV – восковая спелость.

ду интенсивностью ассимиляции CO_2 и активностью этих ферментов у высокоурожайных сортов. Полученные данные показывают, что у высокопродуктивных генотипов пшеницы высокая активность карбоангидразы и РБФ-карбоксилазы играет существенную роль в поддержании ассимиляции CO_2 на высоком уровне (Алиев и др., 1988, 1996 а).

Как и активность РБФ-карбоксилазы, активность РБФ-оксиганазы у высокопродуктивных генотипов больше, чем у низкопродуктивных генотипов пшеницы (Рис. 20 и 21). Изменение активности РБФО в ходе развития флаговых листьев аналогично тому, как это наблюдалось в случае РБФ-карбоксилазной активности. Как известно, РБФК/О катализирует уникальную реакцию карбоксилирования и окисления РБФ с последующим образованием 3-ФГК – первичного продукта фотосинтеза и фосфогликолевой кислоты, которая является субстратом фотодыхания (Zelitch, 1975). С другой стороны, фотодыхание является процессом, в ходе которого теряется часть ассимилированного CO_2. Однако исследованные нами короткостебельные сорта пшеницы, которые имеют высокую активность РБФ-оксигеназы, являются высокоурожайными.

При этом отношение карбоксилазной активности фермента к оксигеназной активности в онтогенезе флагового листа изученных генотипов практически сохраняется на одном уровне, имея тенденцию несколько высокого отношения у интенсивных форм (Гарагылчыг-2 – 19,0±1,4; Шираслан-23 – 18,7±0,9; Гырмызы бугда – 16,0±2,0; Сары бугда – 16,2±1,1) (Рис. 22) (Алиев и др., 1988, 1996 а; Алиев и Казибекова, 2002; Aliev and Kazibekova, 1995). Таким образом, изменение соотношения карбоксилазно-оксигеназной активности в ходе формирования флагового листа имеет определенное генотипическое различие. Следовательно, исследуемые генотипы отличаются по скорости фотосинтеза и фотодыхания.

Активность РБФ-карбоксилазы в различных элементах колоса сильно меняется в зависимости от его развития и от генотипических особенностей растений (Рис. 23). По сравнению с другими органами колоса, как у интенсивных, так и у экстенсивных генотипов, чешуя обладает более высокой карбоксилазной активностью РБФ. В начале формирования зерна активность РФК-карбоксилазы чешуи колоса интенсивного генотипа также выше по сравнению с экстенсивным генотипом. Однако в дальнейшем, до определенного времени, эта активность, рассчитанная на мг белка, у интенсивных генотипов оставалась на одном и том же уровне. Затем, по мере налива зерна как у интенсивных, так и у экстенсивных генотипов происходит заметное увеличение активности РБФ-карбоксилазы чешуи.

Следует подчеркнуть, что во все периоды измерения ости колоса интенсивного генотипа имели более высокую активность РБФ-карбоксилазы по сравнению с экстенсивным генотипом.

Измерение активности РБФ-карбоксилазы в зерновке показало, что зерновки низкоурожайного генотипа по сравнению с высокоурожайными, имеют более высокую активность только в начале измерения. По мере формирования зерна у обоих генотипов наблюдалось постепенное снижение активности фермента.

Измерение активности РБФ-оксигеназы в различных элементах колоса показало, что изменение активности фермента происходит аналогично изменению активности РБФ-карбоксилазы, как это наблюдается во флаговом листе (Рис. 21).

Активность РБФ-карбоксилазы и РБФ-оксигеназы у высоко- и низкоурожайных генотипов по мере налива зерна увеличивается в ости и, особенно, в чешуе. Сопоставление данных, полученных при измерении активности ферментов фотоситеза в онтогенезе флагового листа и элементов колоса, показывает, что резкое увеличение активности этих ферментов в чешуе по времени совпадает со снижением их активности во флаговом листе. Это свидетельствует о том, что в фазе налива зерна элементы колоса, особенно, чешуи, активно участвуют в процессе ассимиляции CO_2 (Алиев, 2002).

Таким образом, совпадение результатов, полученных разными методами и на разных генотипах растений, показывает, что, по-видимому, в ходе селекционного процесса карбоксилазная и оксигеназная активности фермента РБФК/О изменялись параллельно. Каждый генотип пшеницы характеризуется определенным значением соотношения РБФК/О и его изменение при различных воздействиях (в частности, при искусственном нарушении донорно-акцепторных отношений) носит временный характер.

Процесс фотодыхания требует согласованной работы трех органелл клетки: хлоропластов, пероксисом и митохондрий (Рис. 24). Пероксисомы, как и глиоксисомы, относятся к микротельцам. В клетках мезофилла пероксисомы, хлоропласты и митохондрии очень часто располагаются рядом, что является доказательством интенсивного обмена веществ между этими органеллами. В настоящее время достаточно хорошо изучен биохимический механизм протекания процессов фотодыхания. Начальный этап фотодыхания происходит в хлоропластах. По мнению большинства исследователей, исходным субстратом для процесса фотодыхания слу-

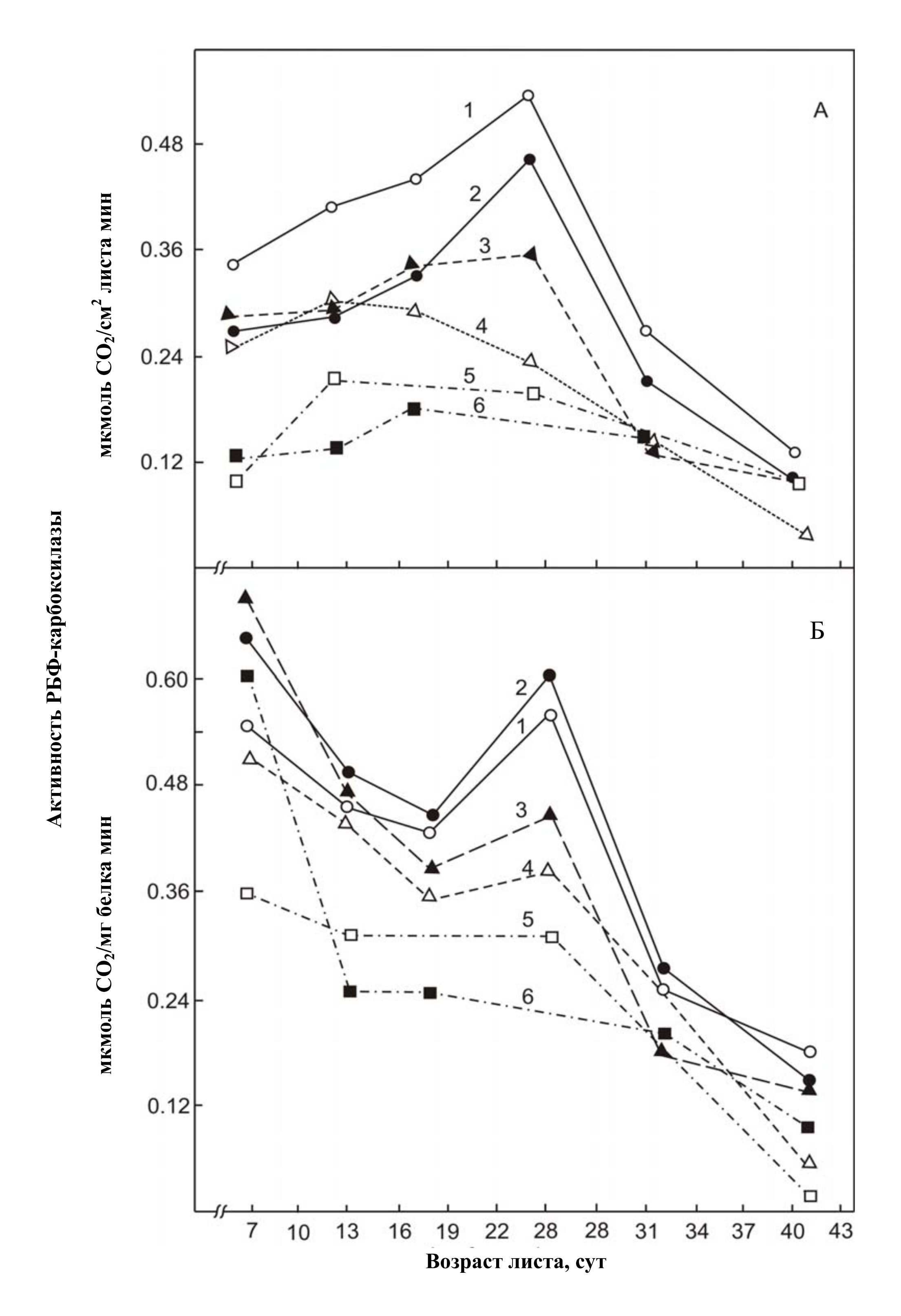


Рис. 20. Изменение активности РБФ-карбоксилазы в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы:

1, 2 – короткостебельные, высокоурожайные; 3, 4 – мелколистные, среднеурожайные; 5, 6 – длинностебельные, низкоурожайные сорта пшеницы.

А – активность фермента, рассчитаная на см^2 листа; Б – активность фермента, рассчитаная на мг белка.

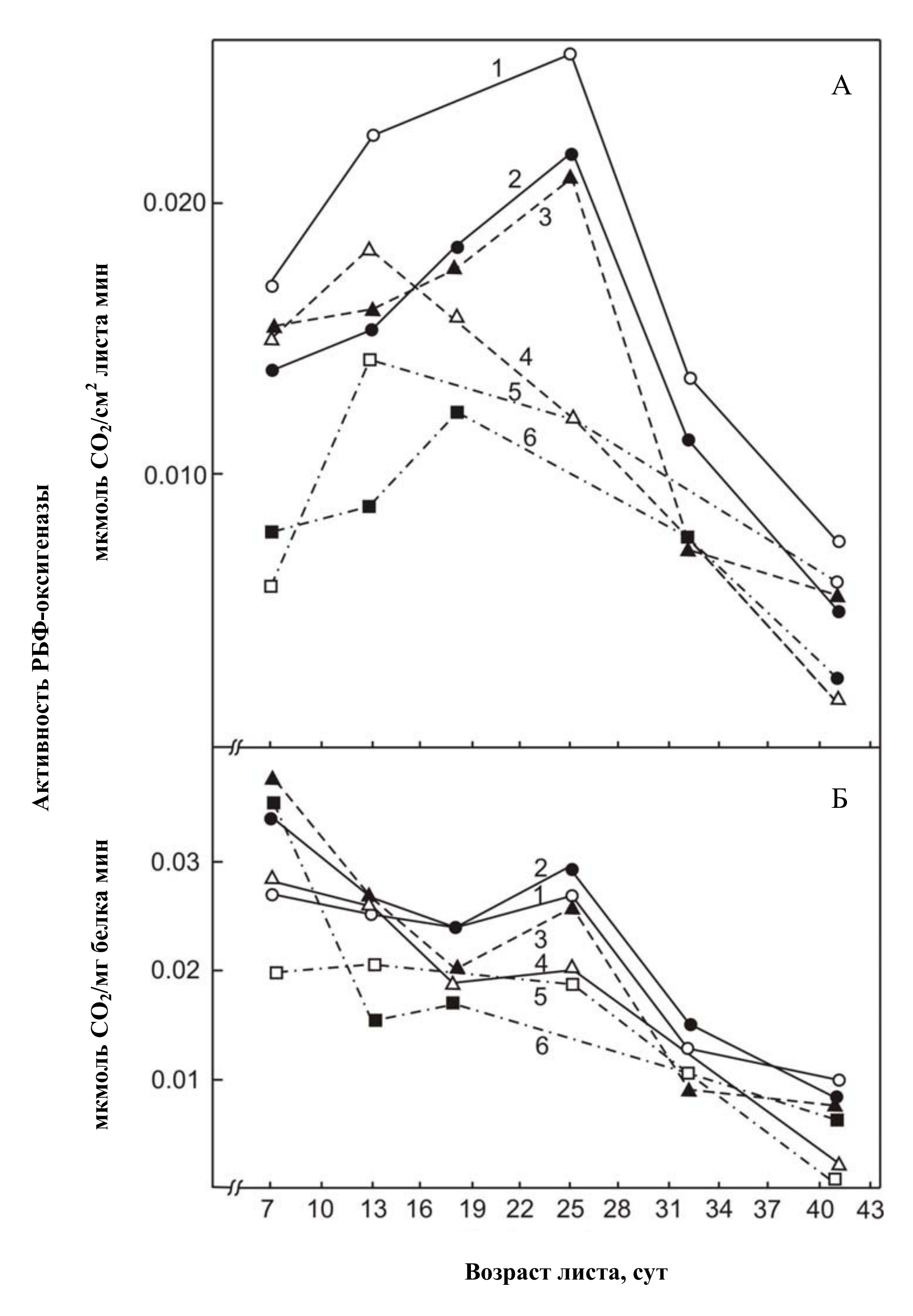


Рис. 21. Изменение активности РБФ-оксигеназы в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы:

1, 2 – короткостебельные, высокоурожайные; 3, 4 – мелколистные, среднеурожайные; 5, 6 – длинностебельные, низкоурожайные сорта пшеницы.

А – активность фермента, рассчитаная на см^2 листа; Б – активность фермента, рассчитаная на мг белка.

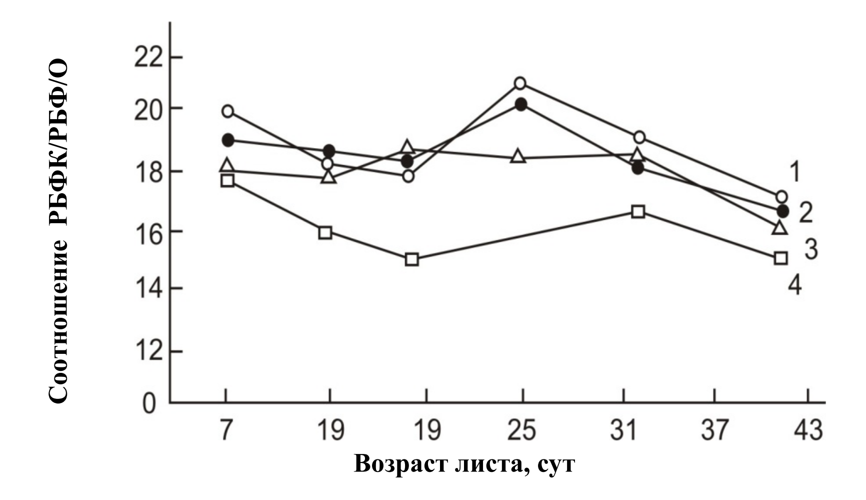


Рис. 22. Изменения соотношения карбоксилазной активности к оксигеназной РБФК/О в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы:
1 – Гарагылчыг-2; 2 – Ширəслан-23; 3 – Гырмызы бугда; 4 – Сары бугда.

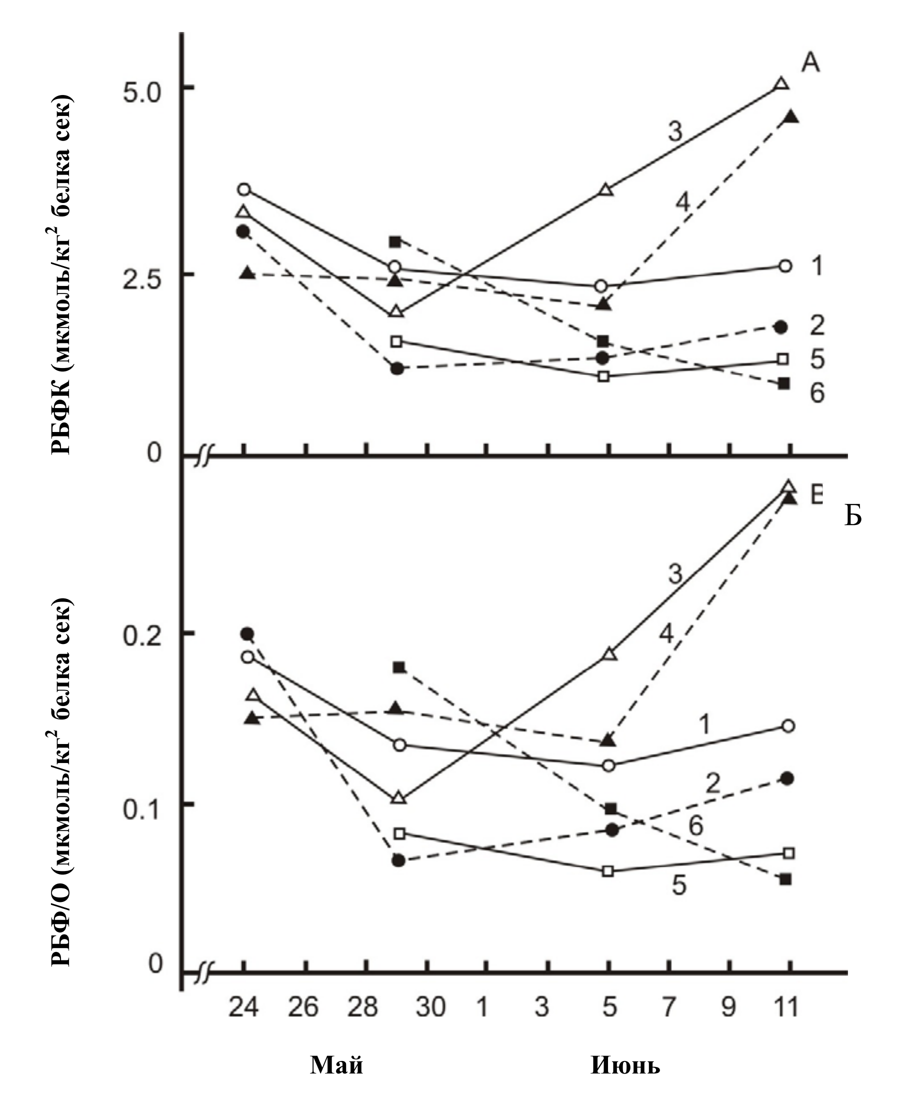


Рис. 23. Изменения активностей РБФ-карбоксилазы (А) и РБФ-оксигеназы (Б) в элементах колоса генотипов пшеницы в ходе налива зерна:
1 - ость, 3 - чешуя, 5 - зерновка короткостебельного, высокоурожайного генотипа Ширəслан-23;
2 - ость, 4 - чешуя, 6 - зерновка длинностебельного, низкоурожайного генотипа Сары бугда.

жит гликолат. Реакции, связанные с фотоокислительным превращением РБФ и образованием фосфогликолата, считаются ключевыми в процессе фотодыхания. В результате оксигеназной активности образуется одна молекула фосфоглицериновой кислоты (идущая в цикл Кальвина) и одна молекула фосфогликолевой кислоты (с нее начинается фотодыхательный гликолатный цикл) вместо двух молекул фосфоглицериновой кислоты. Под действием фермента фосфогликолатфосфатазы (ФГФ-аза) фосфогликолат превращается в гликолат, который покидает хлоропласты и поступает в пероксисомы.

$$\text{РБФ} + O_2 \rightarrow \text{фосфогликолат} + \text{ФГК}$$
$$\text{Фосфогликолат} \rightarrow \text{гликолат} + \text{Ф}_\text{н}$$

Фосфогликолатфосфатаза – ключевой фермент фотодыхания катализирует гидролиз фосфогликолата, образованного в результате оксигеназной активности РБФ-карбоксилазы/оксигеназы. Мутанты, не имеющие ФГФ-азы, не могут развиваться в естественных атмосферных условиях (0,04% CO_2 и 21% O_2) и требуют высоких уровней концентрации CO_2 (Randall, 1976; Husic and Tolbert, 1984; Hall et al., 1987; Suzuki et al., 1990; Norman and Colman, 1991). Возможно это объясняется тем, что фосфогликолат, накапливающийся во время фотосинтеза при естественном уровне концентрации CO_2 в атмосфере, сильно ингибирует фермент триозофосфатизомеразу (Wolfendon, 1970; Anderson, 1971; Suzuki et al., 1999).

Фосфатаза, специфичная по отношению к фосфогликолату, была впервые описана в листьях табака (Richardson and Tolbert, 1961). Позднее было показано, что такой активностью обладают все растения и водоросли (Randall et al., 1971; Randall and Tolbert, 1971). Появление фосфогликолата в клетках млекопитающих было впервые показано Rose и Salon (1979) и подтверждено Spear и Vora (1986). Согласно данным, фосфогликолат синтезируется пируваткиназой *in vivo* (Rose, 1976). Указывается существенное сходство кинетических характеристик животных и растительных ФГФ-аз (Seal and Rose, 1987). Для проявления активности ФГФ-азы требуется двухвалентный катион, такой как Mg^{2+}, и одновалентный анион, такой как Cl^-, в присутствии фосфогликолата в качестве субстрата.

Активность ФГФ-азы была обнаружена в красных кровяных клетках человека и других тканях (Turner and Hopkinson, 1981). Фермент определяется одним автосомальным локусом, отнесенным к 16-ой хромосоме человека (Povey et al., 1980), и проявляет генетический полиморфизм в некоторых этнических группах.

Известно, что фосфогликолат, являющийся специфичным субстратом для ФГФ-азы, обладает активирующим действием на 2,3-бисфосфоглицератфосфатазную активность бифункционального фермента 1,3-фосфоглицератмутазы (БФГМ, КФ 5.4.2.1). В присутствии фосфогликолата фосфатазная активность БФГМ стимулируется более чем в 100 раз (Rose, 1976). Фосфогликолат ингибирует триозофосфатизомеразу (КФ 5.3.1.1) из мышц кролика (Wolfendon, 1970), что активирует распад 2,3-бисфосфоглицерата (Rose and Liebowitz, 1970), который является регулятором сродства гемоглобина к кислороду (Rose et al., 1986). ФГФ, возможно, играет важную роль у млекопитающих, влияя на уровень фосфогликолата.

Таким образом, ФГФ-аза является необходимой для всех автотрофных организмов, а также важной для функционирования человеческих красных кровяных клеток (Rose et al., 1986; Mamedov et al., 2001). По гликолитическому пути может протекать дополнительная реакция, катализируемая бисфосфатглицератмутазой, превращающей 1,3-бисфосфоглицерат в 2,3-бисфосфоглицерат (2,3-БФГ), который может при участии 2,3-бисфосфоглицератфосфатазы (КФ 3.1.3.28) превращаться в 3-фосфоглицерат – метаболит гликолиза. В эритроцитах 2,3-БФГ образуется в значительных количествах и выполняет роль аллостерического регулятора функции гемоглобина. 2,3-БФГ, связываясь с гемоглобином, понижает его сродство к кислороду, способствует диссоциации кислорода и переходу его в ткани. Олигомерный белок гемоглобин способен присоединять к специфическим участкам 4 различных лиганда: O_2, H^+, CO_2 и БФГ. Все эти лиганды присоединяются к пространственно разобщенным участкам, но конформационные изменения белка в месте присоединения одного лиганда передаются на весь олигомерный белок и изменяют сродство к нему других лигандов (Северин, 2006, 2009). Так, количество поступающего в ткани O_2 зависит не только от парциального давления O_2, но и концентрации аллостерических лигандов, что увеличивает возможность регуляции функций гемоглобина.

Дальнейшее превращение гликолата происходит в пероксисомах. Метаболизм углерода в фотодыхании описывает последовательность серии реакций так называемого «гликолатного пути», большая часть которых локализована в пероксисомах и митохондриях (Beevers, 1969; Zelitch, 1972; Tolbert, 1973, 1981, 1997). Окруженные одинарной мембраной пероксисомы являются маленькими, вездесущими эукариотическими органеллами, опосредующими широкий круг окислительных метаболических активностей, варьирующих среди видов, типов клеток и условий окружающей среды, в которых живет

организм (Beevers, 1979; Van den Bosch et al., 1992). Растительные пероксисомы являются весьма важными для физиологических процессов, таких как липидный метаболизм, фотодыхание и биосинтез и метаболизм растительных гормонов (Olsen and Harada, 1995; Reumann and Weber, 2006; Reumann et al., 2009). Пероксисомы отличаются высокой активностью каталазы, флавиновой оксидазы и содержат большую часть ферментов гликолатного пути.

В пероксисомах гликолат при участии флавинсодержащей оксидазы – гликолатоксидазы (КФ 1.1.3.1.) окисляется до глиоксилата. Второй продукт реакции – перекись водорода – благодаря высокому содержанию в пероксисомах фермента каталазы (КФ 1.11.1.6) расщепляется до воды и кислорода (Grodzinski, 1978; Walton and Butt, 1981; Wingler et al., 1999). При участии глицинаминтрансферазы (КФ 2.6.1.4.) глиоксилат преобразуется в глицин (Igarashi et al., 2006). Эта реакция включает перенос аминогруппы с глутаминовой кислоты на глиоксилат. При этом образуется 2-оксиглутаровая кислота.

Дальнейшие реакции фотодыхания протекают в митохондриях. Глицин из пероксисом транспортируется в митохондрии, где происходит реакция конденсации двух молекул глицина с образованием одной молекулы L-серина и выделением одной молекулы аммиака (NH_3) и молекулы углекислого газа (CO_2) (Walker and Oliver, 1986; Oliver, 1994; Bauwe and Kolukisaoglu, 2003; Voll et al., 2006). При декарбоксилировании глицина образуется НАДН, окисление которого в митохондриях связано с дополнительным поглощением O_2. Синтезированный в результате глициндекарбоксилазной реакции ион NH_4^+ вновь очень эффективно фиксируется с образованием глутамата. Окисление глицина до серина сопряжено с появлением трех молекул АТФ. Это количество АТФ более чем достаточно для повторной ассимиляции аммиака с включением его в глутамин, благодаря чему растение не теряет свой азот. На ассимиляцию азота в процессе фотосинтетической ассимиляции углерода расходуется ~13% восстановительной силы. Синтез белков из аминокислот и синтез таких углеводов, как сахароза и крахмал, требуют дополнительных затрат энергии. Другой путь использования восстановленной энергии от окисления глицина заключается в том, что часть ее может быть передана пероксисоме и использована для восстановления гидроксипирувата в глицериновую кислоту.

Образующийся серин возвращается в пероксисому. В присутствии аминотрансферазы (КФ 2.6.1.45) из серина образуется гидроксипируват, который восстанавливается гидроксипируватредуктазой (КФ 1.1.1.29) с образованием глицерола. Дальнейший метаболизм серина может быть также связан с его включением в белки. Глицерат транспортируется из пероксисом в хлоропласты. Локализованная в хлоропластах глицеролкиназа (КФ 2.7.1.31) (Boldt et al., 2005) катализирует превращение глицерола в 3-фосфоглицерат, который затем включается в цикл Кальвина.

Обмен метаболитами между участвующими в фотодыхании компартментами осуществляется транслокаторами во внутренней мембране хлоропластов и митохондрий. Обмен веществ происходит благодаря простым поринам в мембране пероксисом, которые представляют собой интегральные порообразующие мембранные белки, выполняющие прямой неселективный перенос низкомолекулярных соединений (Yu et al., 1983; Weber and Flügge, 2002; Reumann and Weber, 2006; Kaur et al., 2009).

Таким образом, в ходе фотодыхания происходят реакции, связанные с преобразованием гликолата в фосфоглицерат, что сопровождается поглощением кислорода (в хлоропластах и пероксисомах) и выделением CO_2. Исходя из этого, общий баланс газообмена в листьях на свету складывается из двух процессов – фотосинтеза и фотодыхания.

В течение жизненного цикла листа меняется не только скорость интегрального фотосинтетического процесса, но и его ферментативная и метаболическая активность. Полученные результаты показывают, что исследованные генотипы проявляют значительные различия и на уровне фотосинтетического метаболизма углерода (Джангиров, 1987; Алиев и др., 1996 а).

В ходе формирования флагового листа интенсивность ассимиляции CO_2 повышается, но максимум поглощения происходит в фазе колошения (Рис. 25 А). Флаговый лист достигает своей максимальной площади в этой фазе (Рис. 25 Б). В фазе цветения интенсивность ассимиляции CO_2 уменьшается и после этого до молочной спелости остается практически постоянной. По мере роста листа и развития активного фотосинтетического аппарата он полностью превращается из акцептора ассимилятов в донор. В онтогенезе флагового листа биосинтез неуглеводных соединений – аланина, малата и аспартата уменьшается в абсолютных и относительных единицах (Рис. 25 В, Г), а биосинтез основной транспортной формы - сахарозы увеличивается (Рис. 26 А). Скорость биосинтеза сахарозы составляла около 80% от общей скорости ассимиляции CO_2 (Джангиров, 1987). Характер биосинтеза сахарозы изменяется подобно изменению общей ассимиляции CO_2 в онтогенезе. В отличие от вышеуказанных соединений, биосинтез крахмала характеризуется большей стабильностью (Рис. 26 А, Б). Величина отноше-

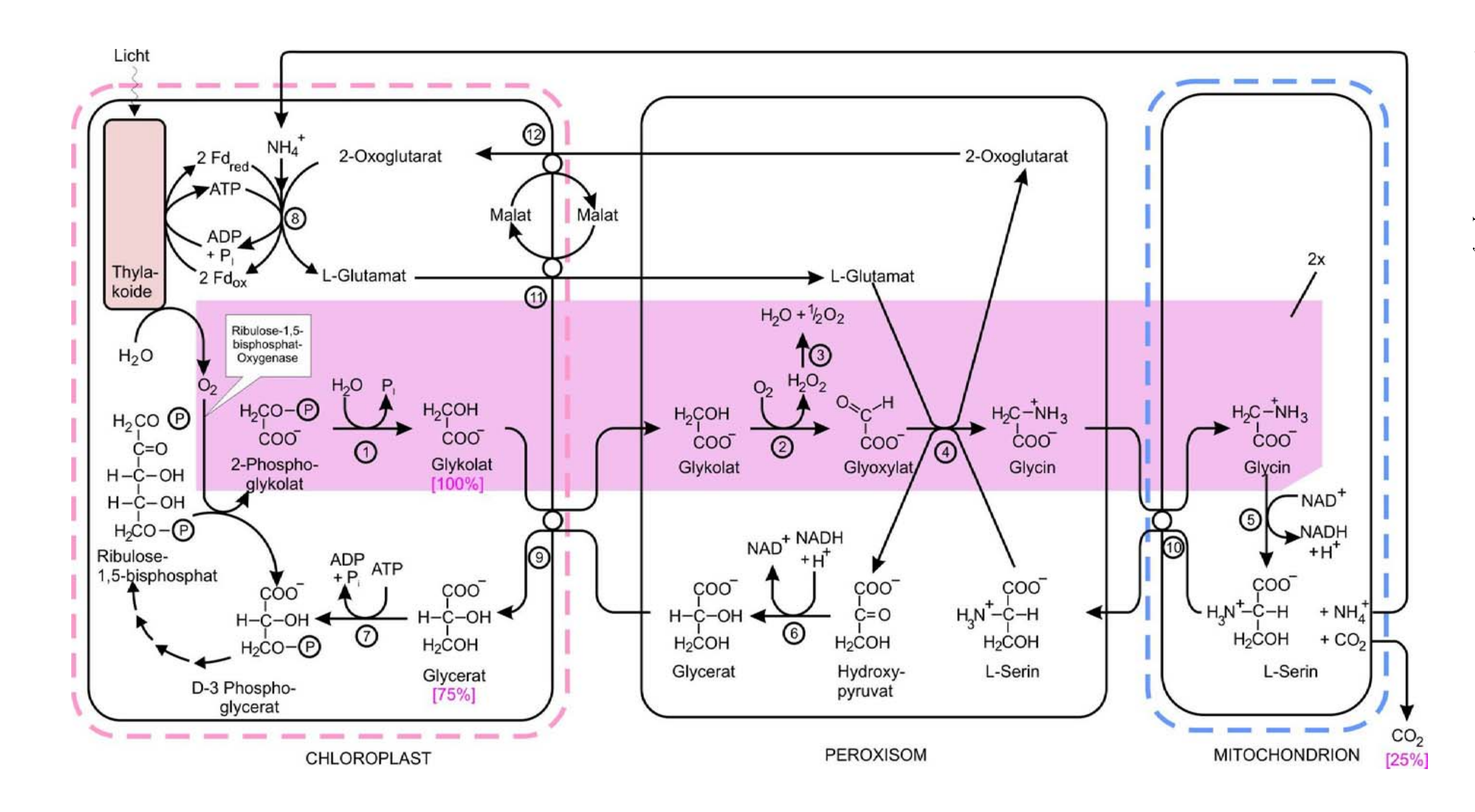


Рис. 24. Последовательность реакций и компартментация фотодыхания (Grafic: E. Weiler) (Bresinsky et al., 2008).

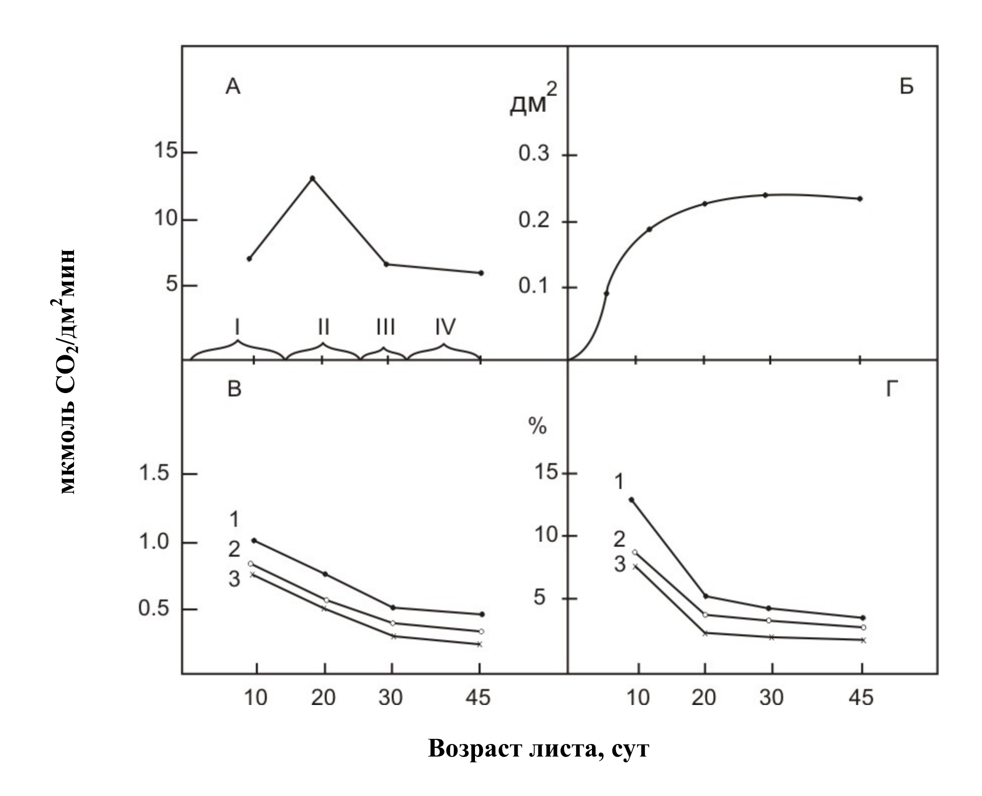


Рис. 25. Биосинтез малата, аспартата и аланина в онтогенезе флагового листа пшеницы сорта Гарагылчыг-2:
I – выход в трубку; II – колошение; III – цветение; IV – налив зерна;
А – скорость фиксации CO_2; Б – площадь листа; В – малат (1), аспартат (2), аланин (3);
Г - то же самое (в процентах к общей скорости фиксации CO_2).

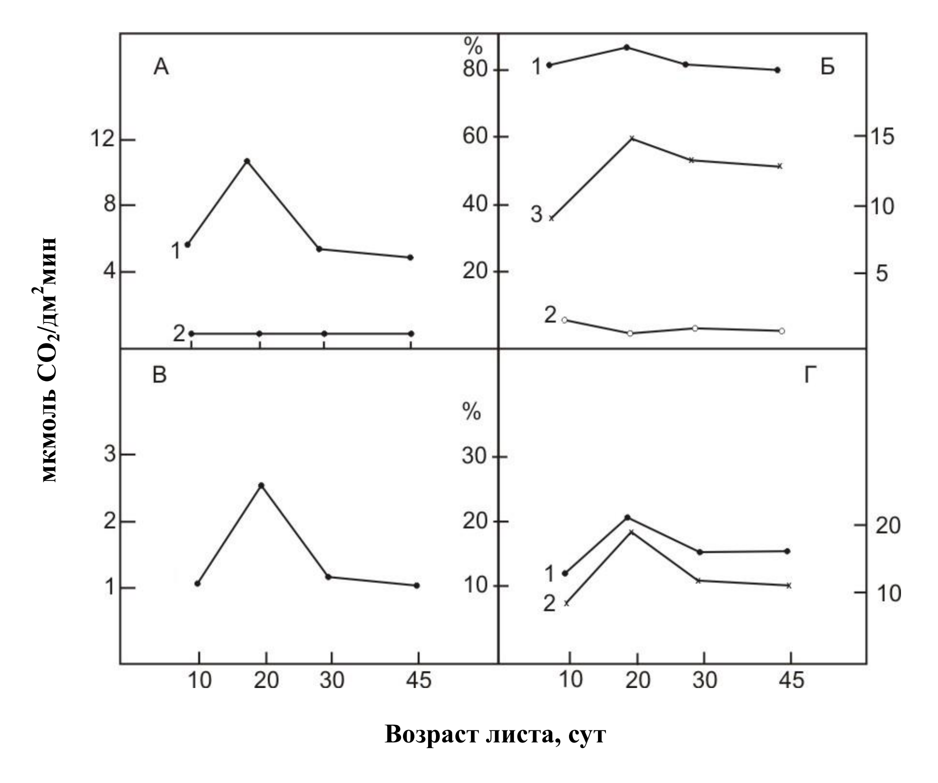


Рис. 26. Биосинтез сахарозы, крахмала и суммарного фонда глицин+серин в онтогенезе флагового листа пшеницы сорта Гарагылчыг-2:
А – сахароза (1), крахмал (2); Б - то же самое (в процентах к общей скорости фиксации CO_2) (1, 2), отношение сахароза/крахмал (3); В – глицин+серин; Г - то же самое (в процентах к общей скорости фиксации CO_2) (1), суммарная величина фонда глицин+серин (2).

ния сахароза/крахмал поддерживается на довольно высоком уровне (Рис. 26 Б).

Исследования показали, что скорость биосинтеза и суммарная величина глицин+серин увеличивалась при переходе от фазы выхода в трубку к колошению, затем уменьшалась к фазе цветения, а далее ее уровень оставался практически постоянным (Рис. 26 В, Г).

Эти характеристики находятся в прямой зависимости от интенсивности ассимиляции CO_2. Известно, что при естественных концентрациях CO_2 и O_2 у C_3-растений биосинтез глицина и серина связан с фотодыхательным путем углерода при фотосинтезе. **Отсюда следует, что коррелирование скорости биосинтеза, а также суммарной величины фонда глицин+серин с фотосинтезом связано с тем, что в онтогенезе листа пшеницы фотосинтез и фотодыхание изменяются пропорционально один другому.**

Приведенные в таблице 2 кинетические характеристики фотосинтетического метаболизма углерода, вычисленные по кинетическим графикам включения $^{14}CO_2$ в продукты фотосинтеза, показали, что радиоуглерод метаболизируется с образованием, в основном, сахаров (основную часть которых составляет сахароза), продуктов гликолатного метаболизма – глицин+серин и, в незначительной степени, амино- и органических кислот, таких как малат, аспартат и аланин. В исследованных фазах флаговые листья прекращали свой рост и превращались из акцептора ассимилятов в активные доноры и, возможно, поэтому скорость включения метки в последние продукты для обеих групп генотипов пшеницы существенно не отличалась и составляла примерно 3-6% от общей скорости ассимиляции $^{14}CO_2$ (Алиев и др., 1996 а, б).

Исследованные генотипы также мало отличались и по включению ^{14}C в крахмал. В отличие от сахаров, включение метки в крахмал составляет не более 5-8%.

Сравнительные исследования фотосинтетического метаболизма углерода показали, что в фазе молочной спелости интенсивные и экстенсивные генотипы по скорости биосинтеза сахарозы и продуктов гликолатного пути практически не различаются и его величина составляет, в среднем, 5,7 и 1,1 мкмоль CO_2/(дм^{2}мин), соответственно. Обращает на себя внимание тот факт, что в фазе колошения значение биосинтеза сахарозы и скорость биосинтеза и суммарная величина фонда глицин+серин выше у короткостебельных интенсивных генотипов по сравнению с экстенсивными. При этом скорость синтеза сахарозы для высокопродуктивных генотипов составляет в среднем 10,8, для низкопродуктивных – 8,0 мкмоль CO_2/(дм^{2}мин); скорость синтеза глицин+серин для высокопродуктивных генотипов приблизительно – 2,7, а для низкопродуктивных генотипов – 1,64 CO_2/(дм^{2}мин). В фазе колошения эти генотипы имели более высокую интенсивность ассимиляции CO_2. По скорости синтеза и суммарной величине фонда глицин+серин также можно судить о скорости фотодыхания. Исходя из результатов экспериментов, можно сказать, что в этой фазе интенсивность фотодыхания также выше у высокопродуктивных генотипов.

Таблица 2. Кинетические характеристики фотосинтетического метаболизма углерода у различных генотипов пшеницы в фазе колошения и молочной спелости

Метаболиты		Гарагылчыг-2		Азаматли-95		Гырмызы бугда		Сары бугда	
		колошение	молочная спелость	колошение	молочная спелость	колошение	молочная спелость	колошение	молочная спелость
Общая ассимиляция, мкмоль CO_2/(дм^2 мин)		12.3	7.0	13.0	7.3	9.6	7.1	9.8	6.8
Аланин	1	0.41	0.21	0.40	0.25	0.36	0.23	0.32	0.20
	2	3.30	3.00	3.20	2.40	3.90	3.20	3.30	2.90
Малат	1	0.70	0.29	0.68	0.30	0.59	0.32	0.56	0.31
	2	5.70	4.10	5.20	4.20	6.10	4.50	5.70	4.60
Аспартат	1	0.49	0.23	0.51	0.24	0.47	0.20	0.50	0.22
	2	4.00	3.30	3.90	3.30	4.90	2.80	5.10	3.20
Глицин+ серин	1	2.50	1.10	2.80	1.20	1.57	1.0	1.70	1.10
	2	20.7	15.7	21.5	16.0	16.4	14.7	17.0	15.7
Сахароза	1	10.6	5.50	10.9	5.80	7.80	5.50	8.20	5.80
	2	86.0	78.0	84.0	79.0	81.0	77.0	82.0	81.0
Крахмал	1	0.70	0.45	0.72	0.48	0.70	0.50	0.65	0.53
	2	5.70	6.40	5.50	6.60	7.30	7.00	6.60	7.80

Примечание. 1 – скорость синтеза, мкмоль CO_2/(дм^{2}мин), 2 – скорость синтеза, % от общей скорости фиксации CO_2. Кинетические характеристики вычислены по кинетическим графикам включения $^{14}CO_2$ в продукты фотосинтеза.

Таким образом, высокопродуктивные и низкопродуктивные генотипы пшеницы практически не различаются по скорости включения $^{14}CO_2$ в крахмал, а также в аланин, малат и аспартат. Однако, скорость включения ^{14}C в продукты гликолатного метаболизма и в сахарозу, также как и интенсивность ассимиляции CO_2 выше у высокопродуктивных генотипов.

Пшеница наряду с большинством сельскохозяйственных культур, относящихся к C_3-растениям, характеризуется относительно высокой величиной выделения CO_2 на свету, которая состоит из фотодыхания и темнового дыхания на свету. К подобному же выводу можно прийти на основании результатов определений соотношения компонентов углекислого газообмена у различных генотипов пшеницы. При этом величина интенсивности наблюдаемого и истинного фотосинтеза выше у высокопродуктивного генотипа Гарагылчыг-2. Значение выделения CO_2 на свету для генотипов Гарагылчыг-2 и Гырмызы бугда составляет 11,4 и 8,7 мг CO_2/(дм^{2}ч), соответственно (Рис. 27).

Выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания близко для исследованных генотипов. Однако, количество выделенного CO_2 на свету за счет фотодыхания оказалось больше у генотипа Гарагылчыг-2 и составило 8,7 и 6,2 мг CO_2/(дм^2 ч), соответственно, для генотипов Гарагылчыг-2 и Гырмызы бугда. При этом, как показали результаты, величина отношения выделения CO_2 на свету за счет фотодыхания к истинному фотосинтезу была близкой у обоих генотипов и составляла приблизительно 22,0 и 21,2%, что также свидетельствует о прямой положительной корреляции интенсивности фотосинтеза и фотодыхания (Джангиров, 1987; Алиев и др., 1996 а).

Допустимо полагать, что высокая интенсивность наблюдаемого фотосинтеза у высокопродуктивных генотипов при больших интенсивностях фотодыхания, возможно, поддерживается за счет большего истинного фотосинтеза. Это положение подтверждается высокими величинами истинного фотосинтеза и количеством выделенного на свету CO_2 за счет фотодыхания. Таким образом, можно говорить о параллельном увеличении интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в онтогенезе листа. Отношение истинного фотосинтеза и фотодыхания у генотипов с различной продуктивностью равно в среднем 3:1 с минимальным увеличением данного отношения у интенсивных генотипов. Величина фотодыхания у контрастных генотипов пшеницы составляет около 28-35% от интенсивности фотосинтеза.

На основании этих результатов можно сделать вывод, что попытки обнаружить или получить высокопродуктивные генотипы с высоким фотосинтезом и низким фотодыханием (или же с низкой РБФ-оксигеназой) малоперспективны и целесообразно в селекционной работе ориентироваться на генотипы с высокой активностью карбоангидразы и РБФ-карбоксилазы и с высоким фотодыханием.

Как уже отмечено, высокоурожайные генотипы пшеницы характеризуются более высокими значениями активности РБФ/О и скорости выделения CO_2 при фотодыхании. Эти результаты показывают, что короткостебельные генотипы, полученные современной селекцией, имеющие оптимальную архитектонику, способствующую эффективному использованию солнечной энергии, несмотря на высокую скорость фотодыхания, имеют большую интенсивность наблюдаемого фотосинтеза за счет более высокого значения истинного фотосинтеза, которое, по-видимому, в основном обеспечивается высокой активностью РБФК и карбоангидразы, способствующей эффективной работе РБФК в местах карбоксилирования. С другой стороны, следует отметить, что продукты гликолатного метаболизма сами могут быть использованы в синтезе сахарозы или могут транспортироваться. Тем самым, и они при определенных условиях могут обеспечить активный транспорт ассимилятов, создав при этом, одновременно, условия, поддерживающие фотосинтез на высоком уровне.

Результаты по исследованию транспорта и распределения ассимилятов показали, что чем выше ярусное положение подкормленного листа, тем больше в колос поступает ассимилятов (Алиев и др., 1996 б). При этом в связи с более коротким расстоянием от листьев до колоса и высокой аттрагирующей способностью колоса у высокопродуктивных генотипов из листьев соответствующих ярусов поступает больше ассимилятов, чем у других генотипов. В частности, листья нижних ярусов у высокопродуктивных форм во всех фазах развития более активно участвуют в наливе зерна, чем листья нижних ярусов низкоурожайных генотипов и они удовлетворяются, в основном, за счет ассимилятов, образованных во флаговом листе. У короткостебельного генотипа синтезированные ассимиляты более эффективно используются в образовании зерна и, в меньшей мере, расходуются на увеличение вегетативной массы.

Сорта интенсивного типа отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза колоса (Рис. 28) (Алиев и др., 1987). При одинаковых условиях интенсивность фотосинтеза флагового

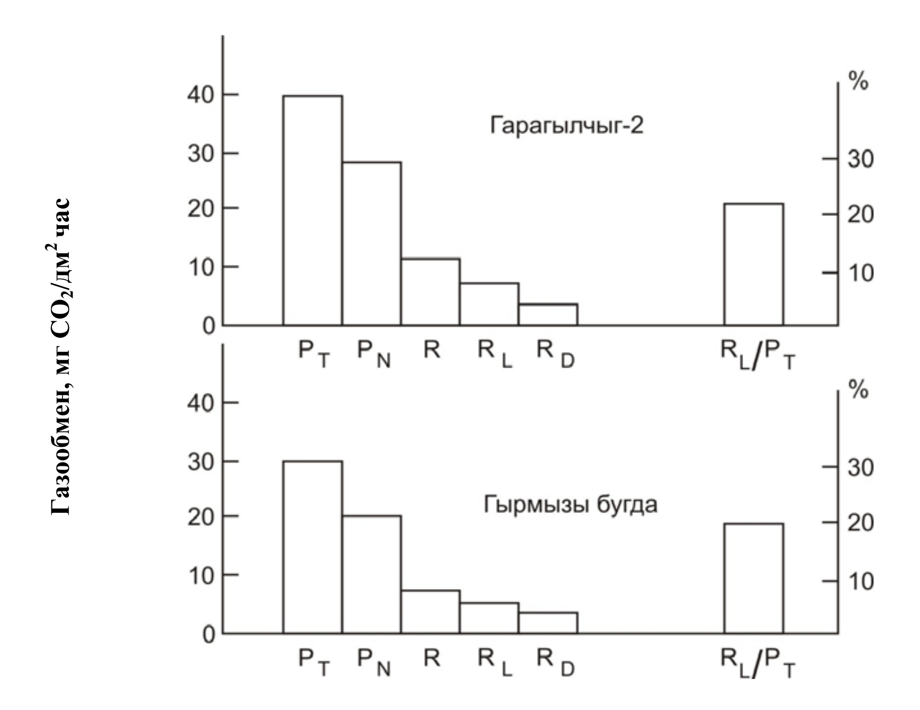


Рис. 27. Компоненты углекислотного газообмена у генотипов пшеницы Гарагылчыг-2 и Гырмызы бугда (в мг CO_2/дм^2 час):
P_T – истинный фотосинтез; P_N – наблюдаемый фотосинтез; R - выделение CO_2 на свету;
R_D - выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания; R_L- выделение CO_2 на свету за счет фотодыхания; R_L/ P_T - отношения выделения CO_2 за счет фотодыхания к истинному фотосинтезу (%).

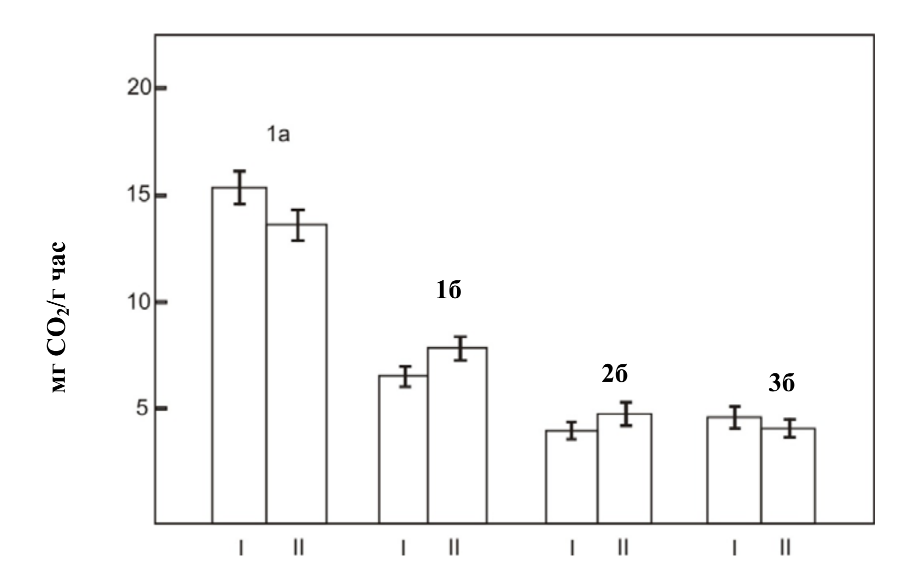


Рис. 28. Интенсивность фотосинтеза колоса различных генотипов пшеницы:
I – цветение, II – молочная спелость; а – флаговый лист, б – колос;
1 – Гарагылчыг-2, 2 – Гырмызы бугда, 3 – Kansas-63323.

листа выше, чем колоса, а колос передает в зерно больше ассимилятов, чем флаговый лист. По-видимому, ассимилирующая масса колоса больше по сравнению с флаговым листом, и ассимиляты колоса непосредственно поступают в зерно.

Доля колоса в создании урожая зерна у высокопродуктивных генотипов больше, чем у низкоурожайных (Таблица 3). При усыхании листьев, роль колоса приобретает особое значение, так как в этот период колос является практически единственным источником ассимилятов, необходимых для завершения налива зерна.

При измененных донорно-акцепторных отношениях с удалением листьев, увеличивается включение ^{14}C в углеводы и снижается включение в продукты гликолатного пути у низкоурожайных

Таблица 3. Радиоактивность колоса в конце вегетации при введении $^{14}CO_2$ в колос и флаговый лист ($\times 10^3$ имп/мин)

Генотипы	Гарагылчыг-2		Гырмызы бугда		Kansas-63323	
Фаза введения $^{14}CO_2$ Донор ^{14}C	цветение	молочная спелость	цветение	молочная спелость	цветение	молочная спелость
Колос	75,0±3,8	118,3±5,8	63,1±2,5	86,6±3,5	32,3±1,2	30,4±1,9
Флаговый лист	54,0±2,7	53,1±1,9	41,1±1,8	59,0±2,0	20,6±2,0	21,1±2,6

генотипов, в связи с увеличением донорного потенциала флагового листа. У высокопродуктивных генотипов это проявляется в менее четко выраженной форме. При удалении половины колоса, приводящем к уменьшению его акцепторной силы, у экстенсивных генотипов происходит уменьшение скорости включения ^{14}C в глицин-серин и несколько увеличивается его включение в сахарозу. Одновременно снижается активность всех изученных ферментов, включая РБФО. У интенсивного генотипа удаление половины колоса сопровождается незначительным увеличением скорости включения ^{14}C в глицин-серин и происходит заметное снижение включения метки в сахарозу. У высокопродуктивного генотипа удаление части колоса приводило к снижению активности РБФК во флаговом листе. Однако при этом активности РБФ/О и карбоангидразы несколько увеличивались (Худиев, 1998).

Аналогичные результаты получены при изучении фотосинтеза, фотодыхания и основных позазателей фотосинтетической деятельности у другого широко распрастраненного C_3 типа растений, представителя зернобобовых – сои (*Glycine max* (L.) Merr.). Соя является одним из самых древних культурных растений. Семена культурной сои, иногда называемые «соевыми бобами» - широко распространенный продукт питания, известный в Китае еще с третьего тысячелетия до н.э. В 62 странах мира общая площадь, занятая соей, выращиваемой в качестве универсального продовольственного, кормового и технического бобового растения, составляет более 60 млн га, а валовое производство зерна перевалило за 100 млн. т. По своему составу соя отличается редчайшим для растений правильным соотношением белков, жиров и углеводов и др. ценных веществ: витаминов (А, В, С, Д, Е), минеральных легкоусвояемых солей (Са, К, М, Р), ферментов и фосфатидов. В зерне сои содержится до 50% белка, 27% жира, около 30% углеводов. Из нее изготавливается около 400 видов различных продуктов (Алиев и Акперов, 1995; Aliyev and Akperov, 1998).

В результате многолетних исследований фотосинтетической деятельности у резко отличающихся генотипов сои в различных условиях выращивания выявлены оптимальные морфофизиологические признаки – показатели, определяющие формирование оптимальной структуры посева и создана модель, отвечающая требованиям времени, места и факторам среды (Алиев и др., 1981, 1982 а; Алиев и Акперов, 1985, 1986, 1995; Aliyev and Akperov, 1998). Генотипы сои «идеального» типа при оптимальных условиях выращивания должны максимально использовать факторы среды (свет, вода, элементы питания и др.), характеризоваться высоким гомеостазом, большой продуктивностью фотосинтеза, повышенным синтезом высококачественных белков, компактной формой куста, некрупными листьями с незначительными углами отклонения черешков от стебля и ветвей, многобобовыми кистями, хорошо озерненными бобами и среднекрупными зернами.

Анализ морфофизиологических признаков урожая генотипов сои показывает, что основными факторами урожайности являются условия функционирования всех фотосинтезирующих систем на уровне посева, определяемые условиями возделывания, особенно минеральным питанием и орошением. Показано, что высокий агрофон способствует не только росту урожайности, но и значительному улучшению качества зерна (Алиев и Акперов, 1986). Интенсивные генотипы при оптимальной архитектонике обладают высокой фотосинтетической деятельностью и обеспечивают получение высокого (3-4 т/га) и качественного (40 % белка) урожая сои.

Динамика суточного изменения углекислотного газообмена у различных генотипов сои во многом сходны и имеют некоторые общие закономерности (Рис. 29). Установлено, что независимо от условий выращивания наблюдаемая интенсивность фотосинтеза характеризуется двухвершинными кривыми, резко возрастающей величиной фотосинтеза в утренние часы и полуденной депрессией. С заходом солнца фотосинтетический газообмен переходит в дыхательный. Высокоурожайные генотипы отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза. Применение минеральных удобрений значительно улучшает фотосинтетическую деятельность растений в посеве и влияет на ход изменения суточного газообмена. Это, в основ-

ном, проявляется в максимальных значениях фотосинтеза и дыхания в течение суток (Мирзоев, 1990; Алиев и др., 1992).

Интенсивность фотосинтеза листьев различных генотипов сои, начиная с фазы ветвления, постепенно возрастает и достигает максимального значения у высокоурожайных генотипов (в среднем 24 мг CO_2/дм^{2}час) в период формирования бобов – налива зерна. У низкоурожайных генотипов наибольшая величина интенсивности фотосинтеза (21 мг CO_2/дм^{2}час) приходилась на начало фазы налива зерна, причем продолжалась она короткий период (Рис. 30). Следовательно, в формировании урожая зерна важное значение имеет продолжительность периода формирования бобов – налива зерна (Мирзоев, 1988 а, б; Акперов и Мирзоев, 1990; Алиев и др., 1992). Улучшение условий выращивания значительно способствует активизации фотосинтетической деятельности растений в посеве. При этом интенсивность фотосинтеза повышается на 30-50% (Алиев и др., 1992).

Изменение составляющих углекислотного газообмена, за исключением темнового дыхания, у всех исследованных генотипов в онтогенезе происходит пропорционально (Рис. 31). Максимальная величина этих компонентов наблюдается у низкоурожайных генотипов к 60-дневнему возрасту, у высокоурожайных и среднеурожайных к 80-90-дневнему возрасту. Отношение истинного фотосинтеза к фотодыханию листьев довольно постоянно и составляет у низкоурожайных сортов в среднем 29% и у высокоурожайных - 35% (Мирзоев, 1988 а, б, 1990; Алиев и др., 1992).

Схожесть в характере изменения интенсивности истинного фотосинтеза и фотодыхания в течение онтогенеза доказывает существование положительной связи между ними. По абсолютной величине темнового дыхания исследованные генотипы сои отличаются незначительно. Результаты опытов показывают, что у выокоурожайных генотипов сои величина фотодыхания больше по сравнению с низкоурожайными генотипами. Поэтому при введении целенаправленных селекционных работ для получения высокоурожайных сортов сои в качестве исходного материала следует обратить внимание и на генотипы с более высоким значением фотодыхания.

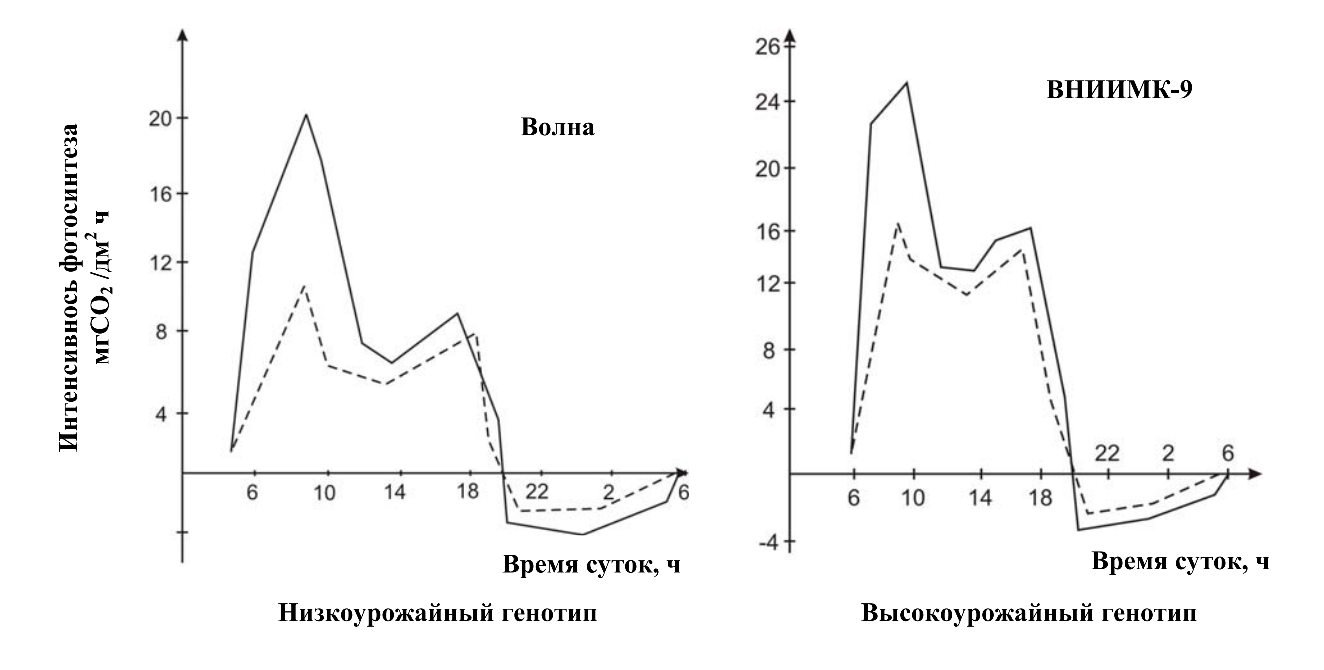


Рис. 29. Суточная динамика интенсивности газообмена листьев различных генотипов сои в фазе налива зерна. Сплошные линии – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных при применении минеральных элементов; пунктирные линии – интенсивность газообмена листьев растений, выращенных без применения минеральных элементов (контроль).

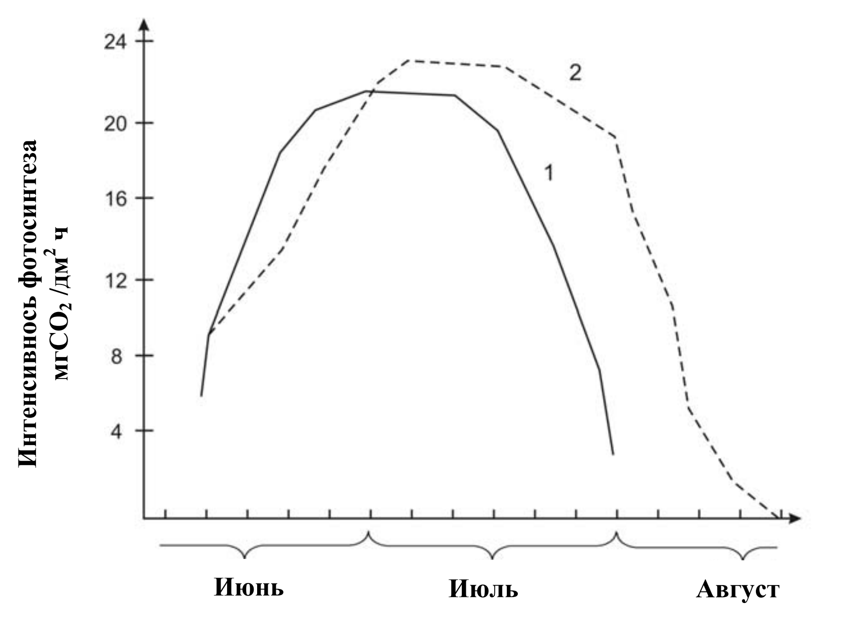


Рис. 30. Онтогенетические изменения интенсивности фотосинтеза у низкоурожайных (1) и высокоурожайных (2) генотипов сои.

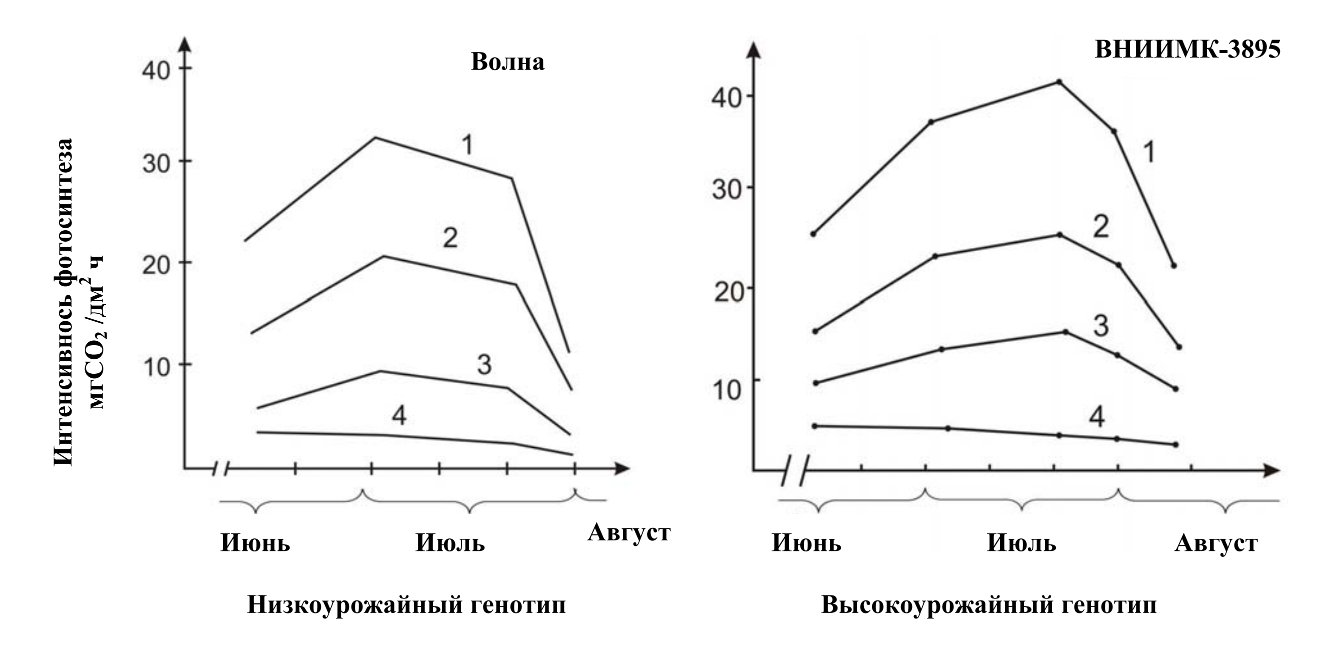


Рис. 31. Составляющие углекислотного газообмена листьев сои:
1 - истинный фотосинтез; 2 - наблюдаемый фотосинтез;
3 - фотодыхание; 4 - темновое дыхание.

Решающим условием формирования урожая в условиях водного стресса является активная фотосинтетическая функция различных ассимилирующих органов и, главным образом, колоса. Засуха, как неблагоприятный фактор внешней среды отрицательно влияет на фотосинтетический газообмен пшеницы, снижая его интенсивность у короткостебельных сортов на 30-40%, у высокостебельных на 35-45%. Листья нижних ярусов больше страдают от засухи, чем листья верхних ярусов. Наибольшее снижение интенсивности фотосинтеза в течение онтогенеза у короткостебельных сортов происходит в фазе цветения и формирования зерна, у высокостебельных сортов - в фазе цветения и молочной спелости (Рис. 32). Следовательно, у интенсивных сортов критическим периодом недостатка воды является конец фазы цветения и формирования зерна, у экстенсивных сортов критический период начинается в начале цветения и охватывает весь дальнейший период онтогенеза (Магеррамов, 1995).

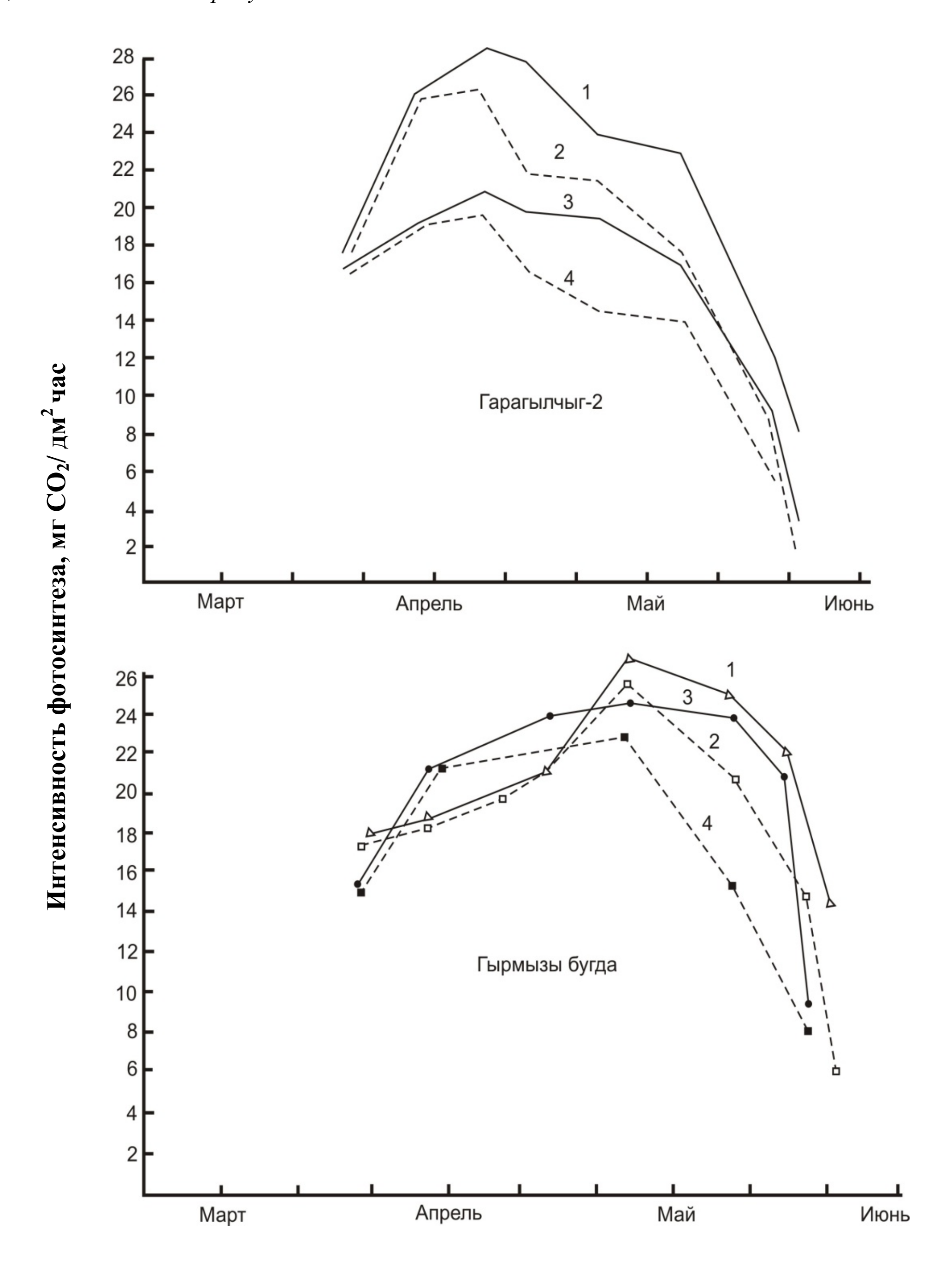


Рис. 32. Изменение интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы в течение онтогенеза при нормальном водообеспечении и при недостатке воды: 1, 2 – листья восьмого яруса; 3,4 – листья седьмого яруса; контроль – сплошная линия; опыт – пунктирная линия.

Начиная с фазы колошения и цветения наблюдается сокращение площади листовой поверхности и к концу онтогенеза площадь сокращается больше, чем на половину. Площадь поверхности колосьев в конце онтогенеза снижается у низкорослых на 32%, у высокорослых на 23%.

Изменения соотношения между ассимилирующими и потребляющими органами у различных генотипов пшеницы в условиях засухи приводит к изменению интенсивности фотосинтеза. Изменение донорного потенциала с удалением листьев 7-го яруса увеличивает интенсивность листьев 8-го яруса у короткостебельных сортов при нормальном поливе и водном дефиците в среднем на 19 и 21%, у длинностебельных – на 36 и 28%. При удалении листьев 8-го яруса эти показатели составляют у короткостебельных сортов 22 и 28%, у длинностебельных – 37 и 23%. Уменьшение акцепторной силы колоса приводит к снижению интенсивнсоти фотосинтеза листьев в контрольном и опытном вариантах у интенсивных в среднем на 15 и 9,5%, у экстенсивных – на 18 и 12,5%, соответственно (Ахмедова, 1996).

Около 60% белка зерна синтезируется за счет фотосинтеза колоса у толерантного к водному стрессу сорта пшеницы в посеве. Такие

преимущества интенсивных и толерантных к водному стрессу генотипов, как большая ассимилирующая способность колоса при текущем фотосинтезе и лучшая акцепторная деятельность при утилизации и реутилизации запасных продуктов фотосинтеза, являются решающими в создании как высокоурожайных, так и толерантных к водному стрессу генотипов. Ибо при утрате листьями фотосинтетической функции в условиях засухи основной вклад в фотосинтез в период колошения и налива зерна вносит колос (Aliyev, 1998). В компактных посевах этих генотипов с оптимальной ассимилирующей поверхностью и достаточной донорской способностью величины интенсивности постоянно высоки. Вкупе с высокой фотосинтетической активностью и аттрагирующей силой колоса это составляет основу высокого урожая. Именно поэтому у высокопродуктивных генотипов с высокой фотосинтетической функцией колоса в экстремальных условиях водообеспечения создается значительный урожай зерна.

Интенсивность фотодыхания находится, в какой-то степени, в обратной корреляции с водообеспечением. С увеличением толерантности генотипов к водному стрессу или с усилением засухи происходит падение интенсивности фотодыхания в большей степени у элементов колоса.

Однозначные изменения карбоксилазы, оксигеназы и гликолатоксигеназы обеспечивают прямую зависимость между интенсивностями фотосинтеза и фотодыхания. Изучение газообмена растений полностью подтверждает тесную связь этих процессов и прямую зависимость между ними (Somerville and Ogren, 1980; Bidwell, 1983; Chanh et al., 1985). При высокой скорости фотосинтеза идет активное фотодыхание. Повышение температуры способствует усилению фотодыхания по отношению к фотосинтезу. Выход гликолатного метаболизма может изменяться в зависимости от условий протекания фотосинтеза. Усиливается при замедлении оттока ассимилятов из листьев и с повышением уровня нитратов в среде (Lenz, 1979).

Однозначные изменения карбоксилазы, оксигеназы и гликолатоксигеназы обеспечивают прямую зависимость между интенсивностями фотосинтеза и фотодыхания. Изучение газообмена растений полностью подтверждает тесную связь этих процессов и прямую зависимость между ними (Somerville and Ogren, 1980; Bidwell, 1983; Chanh et al., 1985). При высокой скорости фотосинтеза идет активное фотодыхание. Повышение температуры способствует усилению фотодыхания по отношению к фотосинтезу. Выход гликолатного метаболизма может изменяться в зависимости от условий протекания фотосинтеза. Усиливается при торможении оттока ассимилятов из листьев и с повышением уровня нитратов в среде (Lenz, 1979).

Снижение интенсивности фотодыхания в результате генетических нарушений его отдельных реакций сопровождалось снижением интенсивности фотосинтеза. У мутантов арабидопсиса, лишенных фермента серинглиоксилатаминотрансферазы, ответственного за замыкание гликолатного пути, находясь в обычной атмосфере (21% O_2), фотосинтез снижался на 79% за 30 мин и увеличивалось количество ^{14}C в глицине и серине в 2-2,5 раза по сравнению с диким типом. Уменьшение фотодыхания могло бы быть причиной нарушения превращений азота, связанного с ним торможения ростовых процессов и снижения общей продуктивности.

Исследования первичных процессов фотосинтеза позволили указать, что хлоропласты из высокопродуктивных генотипов характеризуются высокими скоростями электронного транспорта и фотофосфорилирования, а также утвердить наличие связи между фотосинтетическим электронным транспортом, ассимиляцией CO_2 и продуктивностью (Казибекова и др., 1985).

Высокая интенсивность фотосинтеза и фотодыхания в совокупности с благоприятными фенотипическими признаками, оптимальным индексом листа и архитектоникой определяют высокую продуктивность генотипов пшеницы и сои. Исходя из этого, в противоположность создавшемуся многолетнему представлению о расточительстве фотодыхания (Zelitch, 1966, 1971, 1973, 1975; Zelitch and Day, 1973; Chollet and Ogren, 1975; Kelly and Latzko, 1976; Ogren, 1976, 2003; Servaites and Ogren, 1977; Ogren and Chollet, 1982; Holaday and Chollet, 1984; Leegood et al., 1995; Somerville, 2001; Igarashi et al., 2006; Long et al., 2006; Kebeish et al., 2007; Khan, 2007; Mueller-Cajar and Whitney, 2008; Maurino and Peterhansel, 2010; Peterhansel et al., 2010; Peterhansel and Maurino, 2011) учет многочисленных разносторонних исследований по различным аспектам фотодыхания позволяет утверждать, что фотодыхание является одним из эволюционно-сформировавшихся жизненно-важных метаболических процессов у зеленых растений. Стремление различными способами снизить этот процесс с целью повышения продуктивности растений несостоятельно (Алиев и др., 1988, 1996 a; Алиев, 2002; Алиев и Казибекова, 2002; Aliyev, 1995, 1998, 2001 a, b, 2004, 2007, 2010 a, b; Aliev and Kazibekova, 1995; Aliev et al., 1992, 1996; Aliyev, 2010). Фосфогликолатфосфатаза (ФГФ-аза) - ключевой фермент фотодыхания у фотосинтетических организмов, впер-

вые был очищен из эукариотического организма *Chlamydomonas reinhardtii* и определены его нуклеотидные и аминокислотные последовательности (Mamedov et al., 2001; Мамедов и др., 2002; Мамедов и Сузуки, 2002) (NCBI Nucleotide 1: AB052169), а также идентифицирован ген этого фермента у *Арабидопсиса* (Schwarte and Bauwe, 2007).

N-концевая аминокислотная последовательность очищенной ФГФ-азы была определена до 21 остатка: S-A-R-P-I-A-T-N-E-Q-K-L-E-L-L-K-K-V-E-S-F, что позволило нам впервые определить полную нуклеотидную последовательность кДНК ФГФ-азы эукариотического вида. Полная нуклеотидная последовательность EST клона содержит открытую рамку считывания, кодирующую полипептид из 330 аминокислот.

Первые 28 аминокислотных остатков N-конца, которые не содержатся в очищенном ФГФ-азном белке, обладают характеристиками транзитного пептида *C.reinhardtii.* Аминокислотная последовательность богата *Arg* и *Ala* и не содержит кислых аминокислотных остатков. Четыре остатка *Arg* в средней области, между которыми расположены 2 или 3 нейтральные аминокислоты, находятся как раз внутри произвольного витка между двумя амфифильными спиральными мотивами, состоящими из 5 или 6 остатков. Аминокислотная последовательность V-A-A-Q-A левее N-конца очищенного фермента похожа на мотив V-X-A. Было также обнаружено, что аминокислотная последовательность ФГФ-азы содержит две области, подобные EF-hand мотивам Ca^{2+}-связывающих белков, таких как калмодулин из *C.reinhardtii.* Эти характеристики соответствуют типичным свойствам стромального транзитного пептида, которые указывают, что ФГФ-аза в *C.reinhardtii* является стромальным белком и локализована в хлоропластах. Фермент является гомодимером с массой приблизительно 65 кДа и значением pI=5,1, состоящий из двух субъединиц каждая массой приблизительно 32 кДа, которые не соединены S-S связями. Фермент обладает высокой специфичностью к фосфогиколату со значением K_M=140 μM при pH 8-9. Активность фермента сильно ингибируется хлоридом кальция и восстанавливается конкурентно после добавления $MgCl_2$ или EGTA. Перемещение, обнаруженное в SDS-ПААГ при добавлении $CaCl_2$, указывает на то, что фермент связывается с Ca^{2+}. Обнаружено, что Ca^{2+} сильно ингибирует ФГФ-азу из *C.reinhardtii*, а добавление $MgCl_2$ восстанавливает активность фермента. Ингибирование увеличивается с уменьшением концентрации Mg^{2+} в реакционной среде, и значение I_{50} для $CaCl_2$ равно приблизительно 50 и 175 μM с 0,5 и 1 мМ $MgCl_2$ соответственно (данные не показаны). Добавление 5 мМ EGTA также приводит к 100%-ному восстановлению ферментативной активности после ингибирования $CaCl_2$, несмотря на то, что EGTA не влияло на активность ФГФ-азы в отсутствие $CaCl_2$ даже после преинкубации с 5 мМ EGTA. Ca^{2+} не оказывает влияния на сродство фермента к фосфогликолату, что указывает на то, что он действует как неконкурентный ингибитор по отношению к его субстрату.

Поскольку метаболические процессы фотодыхания в листе на свету протекают одновременно с фотосинтезом, возможно, выделенная энергия используется для обеспечения определенных реакций фотосинтеза.

Хотя долгое время поколения ученых размышляли над неуместной природой фотодыхательного пути и ее очевидного вреда, возможно, мы только сейчас можем достаточно оценить потенциальную пользу фотодыхательного метаболизма.

Итак, в числе растений с C_3-фотосинтезом имеются генотипы и с высокой, и с низкой продуктивностью, а в числе растений с C_4-фотосинтезом также имеются как высокопродуктивные, так и низкопродуктивные генотипы. Несмотря на низкое значение фотодыхания у C_4-растений (кукуруза, сорго, амарант и др.), многие растения C_3-типа с высоким фотодыханием, включая важнейшие сельскохозяйственные культуры (в том числе, пшеница, рис, соя, горох и др.), успешно конкурируют с C_4-растениями и имеют высокую потенциальную продуктивность и биологическую массу.

Наряду с установлением основных показателей «идеальной» пшеницы необходимо изучение генетических основ ценных качеств, т.е. степени наследования этих ценных признаков. В современной селекции одним из важных этапов является идентификация генов, ответственных за необходимые морфофизиологические показатели, перенесение их в геномы создаваемого сорта и закрепление в них. Выявление генетического потенциала зерновых культур выражается физиологической реализацией в полевых условиях. Поэтому выбирая практические материалы для прямого бридинга и установления эффективной основы для расшифровки молекулярных механизмов засухоустойчивости пшеницы необходимо заставлять различные генотипы полностью использовать физиологический потенциал при ограниченных условиях воды. Толерантность к водному стрессу определяется не одним геном, т.е. является мультигенно контролируемым признаком. У многих созданных нами генотипов,

особенно у Баракатли-95 присутствует набор основных генов толерантности (Гусейнова и др., 2006, 2009, 2010; Huseynova et al., 2007, 2010).

Процесс фотодыхания, в ходе которого потребляется часть образующихся в фотосинтезе органических веществ, приобрел определенное физиологическое значение в целостной системе растительного организма. Высказано предположение (Goldsworthy, 1969), что образование гликолата зелеными растениями возникло в ходе эволюции в результате снижения концентрации углекислоты в атмосфере. Высшие растения окисляют гликолат и метаболизируют его в более пригодные для организма соединения. РБФК/О является одним из наиболее древних ферментов. Возникшая эволюционно позже ФЕП-карбоксилаза не имеет оксигеназной функции. Фотодыхание предотвращает накопление токсичных промежуточных продуктов (фосфогликолат, глиоксилат) (Peterhansel et al., 2010). С другой стороны, фотодыхание служит источником ряда важнейших метаболитов (глутамат, γ-глутаровая кислота, глицин, серин), необходимых для различных биосинтезов (для синтеза белков и фитогормонов) (Novitskaya et al., 2002). В последнее время фотодыханию придают особое значение как продуценту H_2O_2 – активной формы кислорода, играющей сигнальную роль в клетке (Queval et al., 2007). Поскольку в стрессовых условиях значительно увеличивается образование перекиси водорода в пероксисомах, связанное с активацией фотодыхания, полагают, что этот процесс защищает каскад реакций в клетке с целью обеспечения адаптации C_3-растений к неблагоприятным условиям (Noctor et al., 2002). Фотодыхание устраняет избыточную энергию, возникающую за счет фотохимических процессов и не используемую в фотосинтезе и, таким образом, предотвращает фотоингибирование фиксации CO_2, которое может вызываться фотоокислением и разрушением фотосинтетического аппарата (Heber et al., 1996; Kozaki and Takeba, 1996; Wingler et al., 2000). Кроме того, полагается, что в полевых условиях при сильной освещенности фотодыхание играет протекторную роль в предотвращении фотоингибирования (Osmond and Grace, 1995). Оно регулирует окислительно-восстановительное равновесие в клетке при снижении ассимиляции CO_2, когда мощности цикла Кальвина недостаточно, чтобы использовать все количество НАДФН и АТФ, образовавщееся в световую фазу фотосинтеза. Рассеивание энергии при фотодыхании предотвращает гипервосстановление хлоропласта, ведущее к фотоингибированию фотосинтеза, тем самым поддерживает функциональную активность фотосинтетического аппарата (Takahashi et al., 2007).

Фотодыхание способствует поддержанию постоянства CO_2 внутри листа. Как известно, в экстремальных условиях водоснабжения устьица закрываются, и резко возрастает фотодыхание. Возникающий на промежуточных стадиях фотодыхания АТФ метаболизируется в самих митохондриях, где его концентрация резко падает из-за ограничения оттока триозофосфата из хлоропластов и поступления CO_2 в ткани. Фотодыхание тесно связано с общим метаболизмом в зеленой клетке, оно часто усиливается при уменьшении потребности растений в продуктах фотосинтеза и, в принципе, направлено на поддержание активности ферментативных систем и функции хлоропластов и митохондрий. Роль фотодыхания иногда связывают с метаболизмом азотистых соединений. Превращение азота в гликолатном пути тесно связано с реакциями углерода (Husic et al., 1987; Oliver, 1994) и, таким образом, несомненно представляет существенную часть окислительного цикла фотосинтеза - фотодыхания. Исследования Ки с сотр. (Keys et al., 1978) подтвердили неразрывную связь фотодыхания с азотным обменом. Установлено, что превращение азотистых соединений при фотодыхании представляет циклический процесс, так называемый фотодыхательный азотный цикл (Keys et al., 1978; Walker et al., 1984; Schneidereit et al., 2006).

Предполагается, что органические кислоты и продукты их окисления, которые образуются в процессе фотодыхания, взаимодействуя с кислородом, могут выполнять роль антиоксидантов (Foyer and Noctor, 2005; Foyer et al., 2009), обеспечивая непрерывное функционирование нециклической цепи транспорта электронов.

Фосфорилирование у C_3-растений сбалансировано с собственным углеродным метаболизмом хлоропластов, поэтому хлоропласт не может экспортировать АТФ и обеспечить всю клетку энергией. В то же время дыхание (гликолиз - цикл Кребса) не может осуществляться одновременно с фотосинтезом. Поэтому на свету происходит смена дыхательного субстрата – окисление кислот цикла Кребса сменяется окислением глицина. Дыхательная цепь и фосфорилирование остаются активными, то есть изменения затрагивают только углеродный метаболизм. Таким образом, на свету дыхательная цепь осуществляет те же реакции, что и при темновом дыхании, только дыхательным субстратом является глицин фотодыхания (Husic et al., 1987; Gardeström and Wigge, 1988; Oliver, 1994). Более того, фотоокислительные процессы, в частности, окисление гликолата, являются энергетически полезными.

Все это свидетельствует, что фотодыхание, которое, в сущности, является составной

частью продукционного процесса, нельзя считать расточительным, бесполезным или даже вредным процессом.

В последние годы появилась новая информация об альтернативных путях в фосфогликолатном метаболизме, что говорит о метаболитической гибкости процесса фотодыхания (Maurino and Flügge, 2009; Peterhansel et al., 2010). Смысл их заключается в изменении хода фотодыхания вместо его понижения.

Однако, фотодыхание не всегда оказывается связанным с фотосинтезом. Например, бесхлорофиллоносные мутанты хлореллы способны синтезировать только каротиноиды. На сильном свету у них наблюдается фотодыхание, которое составляет 50% от уровня темнового дыхания. В зеленых клетках при отключении фотосинтеза дыхательным ядом также происходит потребление O_2 и выделения CO_2.

Подводя итог изложенному, можно прийти к заключению, что тесное взаимодействие фотосинтеза и фотодыхания, оптимальное соотношение этих двух основных жизненных процессов является одним из важнейших условий, обеспечивающих растениям наиболее высокую продуктивность. Высокая интенсивность истинного фотосинтеза и фотодыхания, высокая активность первичных фотохимических процессов в совокупности с благоприятными фенотипическими признаками, оптимальным индексом листа и архитектоникой являются определяющими в высокой продуктивности генотипов пшеницы и сои.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акперов З.И., Мирзоев Р.С. (1990) Фотосинтетические признаки различных генотипов сои, отличающиеся по урожайности. Вестник с/х-науки АзССР, Баку **2**: 6-9.

Алиев Д.А. (1974) Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. Элм, Баку: 335 с.

Алиев Д.А. (1983) Современное представление об идеальной пшенице. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **3:** 3-14.

Алиев Д.А. (2002) Значение фотосинтеза различных органов в синтезе белков в зерне генотипов пшеницы при водном стрессе. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 5-19.

Алиев Д.А. (2006) Селекция пшеницы в Азербайджане. Известия НАНА (серия биол. науки) **3-4:** 3-32.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1985) Динамика структуры посевов и фотосинтетические признаки генотипов сои. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **3**: 3-10.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1986) Представление об идеальной сое. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **2**: 3-11.

Алиев Д.А., Акперов З.И. (1995) Фотосинтез и урожай сои. Родник, Москва-Баку: 126 с.

Алиев Д.А., Акперов З.И., Набиев М.Г. (1981) Возделывание сои в орошаемых условиях Азербайджанской ССР (Рекомендации), Баку: 8 с.

Алиев Д.А., Акперов З.И., Набиев М.Г. (1982а) Возделывание сои в орошаемых землях Азербайджанской ССР. Азернешр, Баку: 54 с.

Алиев Д.А., Ахмедов А.А. (1992) Динамика компонентов углекислотного газообмена листьев сои в полевых условиях. Известия АН Азербайджанской ССР (серия биологических наук) **1-6**: 76-82.

Алиев Д.А., Гулиев Н.М., Керимов С.Х., Идаятов Р.Б. (1988) Ферменты первичного акцептирования CO_2 в онтогенезе флагового листа генотипов пшеницы. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **4:** 12-20.

Алиев Д.А., Джангиров А.А., Керимов С.Х., Ахмедов А.А. (1987) О вкладе колоса в налив зерна генотипов пшеницы, отличающихся по фотосинтетическим признакам и урожайности. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **3:** 3-7.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (1977) Об архитектонике и фотосинтетической функции высокоурожайной пшеницы. Физиол. раст. **24(5):** 662-667.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (1979) Особенности интенсивности фотосинтеза экстенсивных и интенсивных сортов пшеницы. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **3:** 3-10.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (1988) Значение фотосинтетических признаков в урожайности и использование их в селекции идеальной пшеницы. В кн.: Фотосинтез и продукционный процесс (под ред. А.А. Ничипоровича). М., Наука: 237-243.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г. (2002) Особенности фотосинтеза высокопродуктивной пшеницы и использование фотосинтетических признаков в селекции. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 20-29.

Алиев Д.А., Казибекова Э.Г., Сафаров С.А. (1982 б) Основные параметры листьев фенотипов пшеницы различной урожайности. Известия АН АзССР (серия биол. науки) **5:** 3-8.

Алиев Д.А., Керимов С.Х., Гулиев Н.М., Ах-

медов А.А. (1996 а) Особенности метаболизма углерода у генотипов пшеницы, контрастных по фотосинтетическим признакам. Физиол. раст. **43(1):** 42-48.

Алиев Д.А., Керимов С.Х., Джангиров А.А., Ахмедов А.А. (1996 б) Транспорт и распределение ^{14}C-ассимилятов у генотипов пшеницы, различных по фотосинтетическим признакам и урожайности. Физиол. раст. **43(1):** 57-61.

Ахмедов Г.А. (1986) Обмен CO_2 в онтогенезе растений пшеницы в связи с их фенотипическими особенностями, условиями выращивания и продуктивностью фотосинтеза. Дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н., Баку: 183 с.

Ахмедова Ф.А. (1996) Фотосинтетическая функция и продуктивность перспективных сортов пшеницы с различными донорно-акцепторными отношениями при адаптации к водному стрессу. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. Баку: 28 с.

Вознесенский В.Л. (1977) Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука: 256 с.

Вознесенский В.Л., Заленский О.В., Семихатова О.А. (1965) Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., Наука: 305 с.

Гусейнова И.М., Рустамова С.М., Маммадов А.Ч., Алиев Д.А. (2010) RAPD маркеры, ассоциированные с засухоустойчивостью в генотипах пшеницы *Triticum* L. Доклады НАНА **LXVI(1)**: 104-110.

Гусейнова И.М., Сулейманов С.Ю., Алиев Д.А. (2006) Белковый состав и нативное состояние пигментов тилакоидных мембран генотипов пшеницы различной толерантности к водному стрессу. Биохимия **71(2):** 223-228.

Гусейнова И.М., Сулейманов С.Ю., Рустамова С.М., Алиев Д.А. (2009) Индуцированные засухой изменения в фотосинтетических мембранах различных генотипов пшеницы *Triticum aestivum* L. Биохимия **74(8):** 1109-1116.

Джангиров А.А. (1987) Продукты фотосинтеза и особенности их утилизации у растений пшеницы различной урожайности. Дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н., Баку: 135 с.

Доспехов Б.А. (1985) Методика полевого опыта. М., Агропромиздат: 351с.

Казибекова Э.Г., Азизов И.В., Алиев Д.А. (1985) Фотосинтетическая активность хлоропластов у пшеницы различной урожайности. Известия АН АзССР **5:** 3-10.

Каплан Б.Г. (1970) Экспресс-расчет основных математико-статистических показателей. Маариф, Баку: 447 с.

Карпушкин Л.Т. (1971) Применение инфракрасного газоанализатора для изучения CO_2-газообмена растений. В кн.: Биофизические методы в физиологии растений (под ред. Молотковского Ю.Г.) М., Наука: 44-71.

Каталог сортов, созданных в Институте земледелия Азербайджана (2000).

Кээрберг О.Ф., Варк Э.Я., Кээрберг Х.И., Парник Т.Р. (1970) Исследование кинетики включения ^{14}C в продукты фотосинтеза у листьев фасоли. Докл. АН СССР **195(1):** 238-241.

Магеррамов М.Я. (1995) Газообмен CO_2 генотипов пшеницы различной урожайности в связи с их засухоустойчивостью. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. Баку: 24 с.

Мамедов Т.Г., Алиев Д.А., Сузуки К. (2002) Нуклеотидная и аминокислотная последовательности фосфогликолатфосфатазы из *Chlamidomonas reinhardtii*. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 50-56.

Мамедов Т.Г., Сузуки К. (2002) Фосфогликолатфосфатаза из *Chlamidomonas reinhardtii*. Известия НАНА (серия биол. науки) **1-6:** 91-107.

Методические указания ВИРа. (1987) Комплексная физиологическая оценка засухо- и жароустойчивости озимой пшеницы в условиях Узбекистана. Сост. Р.А. Бородина (под ред. Н.Н. Кожушко). Л.: 23 с.

Мирзоев Р.С. (1988) Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза различных генотипов сои. Тезисы докладов IV республиканской конференции, Баку: 78.

Мирзоев Р.С. (1988) Углекислотный газообмен и фотосинтетические признаки различных генотипов сои. Тезисы докладов республиканской конференции аспирантов и молодых научных работников, Тбилиси: 38.

Мирзоев Р.С. (1990) Обмен CO_2 генотипов сои, отличающихся по фотосинтетическим признакам и продуктивности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Баку: 22 с.

Романова А.К. (1980) Биохимические методы изучения автотрофии у микроорганизмов. М., Наука: 160 с.

Северин Е.С. (2006) Биохимия (под. ред. Е.С. Северина), 4-е издание. М., ГЭОТАР-Медиа: 784 с.

Северин Е.С. (2009) Биохимия (под. ред. чл-корр. РАН, проф. Е.С. Северина), 5-е издание. М., ГЭОТАР-Медиа: 768 с.

Худиев А.В. (1998) Особенности метаболизма и утилизации основных продуктов фотосинтеза при различных донорно-акцепторных отношениях у генотипов пшеницы с различной фотосинтетической функцией и урожайностью. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. Баку: 30 с.

Aliev J.A., Guliev N.M., Kerimov S.Kh., Hidayatov R.B. (1996) Photosynthetic enzymes of wheat genotypes differing in productivity. Photosynthetica **32(1):** 77-85.

Aliev J.A., Kazibekova E.G. (1995) Peculiarities of highly productive wheat photosynthesis and usage of photosynthetic signs in selection. Proceedings of the Xth International Congress on Photosynthesis, Montpellier, France, 1995. In: Photosynthesis: from light to Biosphere (Mathis P., ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London **54:** 659-662.

Aliyev J.A. (1995) Physiological bases of donor genotypes choosing and drought-resistant wheat varieties selection. Abstracts of International Congress of Integrated Studies on Drought Tolerance of Higher Plants "Inter Grought-95", Montpellier (France) **VIII:** 24.

Aliyev J.A. (1998) Importance of photosynthesis of various organs in protein synthesis in grain of wheat genotypes under water stress. Proceedings of the XIth International Congress on Photosynthesis, Budapest, Hungary, 1998. In: Photosynthesis: Mechanisms and Effects (Garab G., ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London **4:** 3171-3174.

Aliyev J.A. (2001 a) Diversity of photosynthetic activity of organs of wheat genotypes and breeding of high-yielding varieties tolerant to water stress. Proceedings of the 12th International Congress on Photosynthesis, Brisbane, Australia, 2001. www.publish.csiro.au/ps2001, S28-006.

Aliyev J.A. (2001 b) Physiological bases of wheat breeding tolerant to water stress. Proceedings of the 6th International Wheat Conference, Budapest, Hungary, 2000. In: Wheat in a Global Environment (Bedo Z., Lang L., eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London **9:** 693-698.

Aliyev J.A. (2004) CO_2 assimilation, architectonics and productivity of wheat genotypes in sowing. Proceedings of the 13th International Congress of Photosynthesis, Montreal, Canada, 2004. In: Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global Perspectives (van der Est A., Bruce D., eds.), Alliance Communications Group, Kansas **2:** 1047-1048.

Aliyev J.A. (2007) The intensity of CO_2 assimilation, photorespiration and productivity of wheat genotypes *Triticum* L. Abstracts of the 14th International Congress on Photosynthesis, Glasgow, Scotland, 2007. In: Photosynthesis Research **91(2-3):** 278.

Aliyev J.A. (2010 a) Photosynthesis, photorespiration and productivity of wheat genotypes (*Triticum* L.). Abstracts of the 15th International Congress of Photosynthesis, Beijing, China, 2010. In: Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future: 305.

Aliyev J.A. (2010 b) Photosynthesis, photorespiration and productivity of wheat and soybean genotypes. Proceedings of Azerbaijan National Academy of Sciences (biological sciences) **65(5-6)**: 7-48.

Aliyev J.A., Akperov Z.I. (1998) Fotosinteza şi recolta de soia. Chişina, Ştininta: 127 p.

Anderson L.E. (1971) Chloroplast and cytoplasmic enzymes. II. Pea leaf triose phosphate isomerases. Biochem. Biophys. Acta **235:** 237-244.

Andersson I. (2008) Catalysis and regulation in Rubisco. J. Exp. Bot. **59:** 1555-1568.

Barber J. (1998) What limits the efficiency of photosynthesis and can there be beneficial improvements? In: Feeding a World Population of More Than Eight Billion People – a Challenge to Science (Waterlow J.C., Armstrong D.G., Fowdenand L., Riley R., eds.). Oxford University Press, Cary, NC, USA: 112-123.

Bauwe H., Kolukisaoglu U. (2003) Genetic manipulation of glycine decarboxylation. J. Exp. Bot. **54:** 1523-1535.

Beevers H. (1969) Glyoxysomes of castor bean endosperm and their relation to gluconeogenesis. Ann. N.Y. Acad. Sci. **168:** 313-324.

Beevers H. (1979) Microbodies in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. **30:** 159-193.

Bidwell R.G.S. (1983) Carbon nutrition of plants: photosynthesis and respiration. In: Plants Physiology: A treatise (Steward E.C., Bidwell R.G.S., eds.) Academic Press, New York **VIII:** 287-457.

Boldt R., Edner C., Kolukisaoglu U., Hagemann M., Weckwerth W., Wienkoop S., Morgenthal K., Bauwe H. (2005) D-glycerate 3-kinase, the last unknown enzyme in the photorespiratory cycle in *Arabidopsis*, belongs to a novel kinase family. Plant Cell **17:** 2413-2420.

Booker F.L., Reid Ch.D., Brunschön-Harti S., Fiscus E.L., Miller J.E. (1997) Photosynthesis and photorespiration in soybean [Glycine max (L.) Merr.] chronically exposed to elevated carbon dioxide and ozone. J. Exp. Bot. **48:** 1843-1852.

Boyer J.S. (1995) Measuring the water status of plants and soils. Academic Press, San Diego.

Bresinsky A., Körner Ch., Kadereit J.W., Neuhaus G., Sonnewald U. (2008) Strasburger – Lehrbuch der Botanik. 36. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag: 1176 p.

Chanh T.A., Joy K.W., Ireland R.J. (1985) Role of asparagines in the photorespiratory nitrogen metabolism of pea leaves. Plant Physiol. **78(2):** 334-337.

Chollet R., Ogren W.L. (1975) Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. Bot. Rev.

41(2): 137-179.

Decker J.P. (1955) A rapid, postillumination deceleration of respiration in green leaves. Plant Physiol. **30:** 82-84.

Dever L.V., Blackwell R.D., Fullwood N.J., Lacuesta M., Leegood R.C. (1995) The isolation and characterization of mutants of the C_4 photosynthetic pathway. J. Exp. Bot. **46:** 1363-1376.

Eckardt N.A. (2005) Photorespiration revisited. Plant Cell **17(8):** 2139-2141.

Eisenhut M., Kahlon S., Hasse D., Ewald R., Lieman-Hurwitz J., Ogawa T., Ruth W., Bauwe H., Kaplan A., Hagemann M. (2006) The plant-like C2 glycolate cycle and the bacterial-like glycerate pathway cooperate in phosphoglycolate metabolism in cyanobacteria. Plant Physiol. **142:** 333-342.

Evans L.T. (1998) Greater crop production: whence and whither? In: Feeding a World Population of More Than Eight Billion People – a Challenge to Science (Waterlow J.C., Armstrong D.G., Fowdenand L., Riley R., eds.). Oxford University Press, Cary, NC, USA: 89-97.

Foyer C.H., Bloom A.J., Queval G., Noctor G. (2009) Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetic, and redox signaling. Annu. Rev. Plant Biol. **60:** 455-484.

Foyer C.H., Noctor G. (2005) Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. Plant, Cell and Environment **29:** 1056-1071.

Gardeström P., Wigge B. (1988) Influence of photorespiration on ATP:ADP ratios in the chloroplasts, mitochondria, and cytosol, studied by rapid fractionation of barley (*Hordeum vulgare*) protoplasts. Plant Physiol. **88:** 69-76.

Goldsworthy A. (1969) Riddle of photorespiration. Nature **224(5218):** 501-502.

Grodzinski B. (1978) Glyoxylate decarboxylation during photorespiration. Planta **144:** 31-37.

Hall N.P., Kendall A.C., Lea P.J., Turner J.C, Wallsgrove R.M. (1987) Characteristics of a photorespiration mutant of barley (*Hordeum vulgare* L.) deficient in phosphoglycolate phosphatase. Photosynth. Res. **11:** 89-96.

Heber U., Miyake C., Mano J., Ohno C., Asada K. (1996) Monodehydroascorbate radical detected by electron paramagnetic resonance spectrometry is a sensitive probe of oxidative stress in intact leaves. Plant Cell Physiol. **37:** 1066–1072.

Holaday A.S., Chollet R. (1984) Photosynthetic/photorespiratory characteristics of C_3-C_4 intermediate species. Photosynth. Res. **5:** 307-323.

Hough R.A. (1974) Photorespiration and productivity in submersed aquatic vascular plants. Limnol. Oceanogr. **19:** 912-927.

Huseynova I.M., Rustamova S.M., Mammadov A.Ch., Aliyev J.A. (2010) Dreb 1 genes that positively regulate drought-resistance in wheat genotypes. Reports of Azerbaijan National Academy of Sciences **LXVI(2):** 92-100.

Huseynova I.M., Suleymanov S.Y., Aliyev J.A. (2007) Structural-functional state of thylakoid membranes of wheat genotypes under water stress. Biochim. Biophys. Acta **1767(6):** 869-875.

Husic D.W., Husic H.D., Tolbert N.E. (1987) The oxidative photosynthetic carbon cycle or C_2 cycle. CRC critical reviews. Plant Sci. **5:** 45-100.

Husic H.D., Tolbert N.E. (1984) Anion and divalent cation activation of phosphoglycolate phosphatase from leaves. Arch. Biochem. Biophys. **229:** 64-72.

Igarashi D., Tsuchida H., Miyao M., Ohsumi Ch. (2006) Glutamate: Glyoxilate aminotransferase modulates amino acid content during photorespiration. Plant Physiol. **142:** 901-910.

Karpushkin L.T. (1971) The use of infrared gas analyser to study CO_2 gas exchange in plants. In: Biophysical methods in plant physiology (Molotkovskiy Yu.G., ed.). Nauka, Moscow: 44-71 (in Russian).

Kaur N., Reumann S., Hu J. (2009) Pero-xisome biogenesis and function. In: The Arabidopsis Book (Somerville C.R., Meyerowitz E.M., eds.), The American Society of Plant Biologists, Rockville, MD: 1-41.

Kebeish R., Niessen M., Thiruveedhi K., Bari R., Hirsch H.-J., Rosenkranz R., Stäbler N., Schönfeld B., Kreuzaler F., Peterhänsel C. (2007) Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. Nature Biotech. **25:** 593–599.

Kelly G.J., Latzko E. (1976) Inhibition of spinach-leaf phosphofructokinase by 2-phosphoglycollate. FEBS Lett. **68:** 55-58.

Keys A.J., Bird I.F., Cornelius M.J., Lea P.J., Wallsgrove R.M., Miflin B.J. (1978) Photorespiratory nitrogen cycle. Nature **275:** 741-743.

Khan M.S. (2007) Engineering photorespiration in chloroplasts: a novel strategy for increasing biomass production. Trends in Biotech. **25(10):** 437-440.

Kozaki A., Takeba G. (1996) Photorespiration protects C_3 plants from photooxidation. Nature **384:** 557-560.

Leegood R.C., Lea P.J., Adcock M.D., Hausler R.E. (1995) The regulation and control of photorespiration. J. Exp. Bot. **46:** 1397-1414.

Lenz F. (1979) Fruit effects on photosynthesis, light and dark respiration. In: Photosynthesis and Plant Development (Marcelle R., Clijsters C., van Poucke M., W. Junke, eds.), The Hague: 271-81.

Long S.P., Zhu X.-G., Naidu S.L., Ort D.R. (2006) Can improvement in photosynthesis increase crop yields? Plant, Cell and Environ. **29:** 315-330.

Lorimer G.H., Andrews T.J. (1973) Plant photorespiration: An inevitable consequence of the existence of atmospheric oxygen. Nature **248:** 359-360.

Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. (1951) Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. **193:** 265-275.

Majeran W., Cai Y., Sun Q., van Wijk K.J. (2005) Functional differentiation of bundle sheath and mesophyll maize chloroplasts determined by comparative proteomics. Plant Cell **17:** 3111-3140.

Mamedov T.G., Suzuki K., Miura K., Kucho K.K., Fukuzawa H. (2001) Characteristics and sequence of phosphoglycolate phosphatase from an eukaryotic green alga *Chlamydomonas reinhardtii.* J. Biol. Chem. **276:** 45573–45579.

Maurino V.G., Flügge U.-I. (2009) Means for improving agrobiological traits in a plant by providing a plant cell comprising in its chloroplasts enzymatic activities for converting glycolate into malate. Patent application, EP08151759.1-1212.

Maurino V.G., Peterhansel C. (2010) Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. Curr. Opin. Plant Biol. **13:** 249-256.

Mueller-Cajar O., Whitney S. (2008) Directing the evolution of Rubisco and Rubisco activase: first impressions of a new tool for photosynthesis research. Photosynth. Res. **98:** 667-675.

Noctor G., Novitskaya L., Lea P., Foyer C. (2002) Co-ordination of leaf minor amino acid contents in crop species: significance and interpretation. J. Exp. Bot. **53:** 939–945.

Norman E.G., Colman B. (1991) Purification and characterization of phosphoglycolate phosphatase from the cyanobacterium *Coccochloris peniocystis*. Plant Physiol. **95:** 693-698.

Novitskaya L., Trevanion S.J., Driscoll S., Foyer C.H., Noctor G. (2002) How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis. Plant Cell Environ. **25:** 821-835.

Ogren W.L. (1976) Search for higher plants with modifications of the reductive pentose phosphate pathway of CO_2 assimilation. In: CO_2 Metabolism and Plant Productivity (Burris R.H., Black C.C., eds.), University Park Press, Baltimore: 19-29.

Ogren W.L. (2003) Affixing the O to Rubisco: discovering the source of photorespiratory glycolate and its regulation. Photosynth. Res. **76:** 53-63.

Ogren W.L., Bowes G. (1971) Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. Nature New Biol. **230:** 159-160.

Ogren W.L., Chollet R. (1982) Photorespiration. In: Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism, and Plant Productivity **II:** 191-230.

Oliver D. J. (1994) The glycine decarboxylase complex from plant mitochondria. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. **45:** 323-337.

Olsen L.J., Harada J. (1995) Peroxisomes and their assembly in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. **46:** 123-146.

Osmond C.B., Grace S.C. (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J. Exp. Bot. **46:** 1351-1362.

Peterhancel C., Maurino V.G. (2011) Photorespiration redesigned. Plant Physiol. **155:** 49-55.

Peterhansel C., Horst I., Niessen M., Blume Ch., Kebeish R., Kürkcüoglu S., Kreuzaler F. (2010) Photorespiration. The Arabidopsis Book. American Society of Plant Biologists, 10.1199/tab.0130, p. 1-24.

Popov V.N., Dmitrieva E.A., Eprintsev A.T., Igamberdiev A.U. (2003) Glycolate oxidase isoforms are distributed between the bundle sheath and mesophyll tissues of maize leaves. J. Plant Physiol. **160:** 851-857.

Povey S., Jeremiah S.J., Barker R.F., Hopkinson D.A., Robson E.B., Cook P.J.L., Solomon E., Bobrow M., Carrit B., Buckton K.E. (1980) Assignment of the human locus determining phosphoglycolate phosphotase (PGP) to chromosome 16. Ann. Hum. Genet. **43:** 241-248.

Queval G., Issakidis-Bourguet E., Hoeberichts F.A., Vandorpe M., Gakiere B., Vanacker H. et al. (2007) Conditional oxidative stress responses in the *Arabidopsis* photorespiratory mutant *cat2* demonstrate that redox state is a key modulator of daylength-dependent gene expression, and define photoperiod as a crucial factor in the regulation of H_2O_2-induced cell death. Plant J. **52:** 640-657.

Randall D.D. (1976) Phosphoglycolate phosphatase in marine algae. Isolation and characterization from *Hallimeda cylindracea*. Aust. J. Plant. Physiol. **3:** 105-111.

Randall D.D., Tolbert N.E. (1971) The phosphatases associated with photosynthesis and the glycolate pathway. In: Photosynthesis and Photorespiration (Hatch M.D., Osmond C.B., Slayter R.O., eds). John Wiley & Sons, New York: 259-266.

Randall D.D., Tolbert N.E., Gremel D. (1971) 3-phosphoglycerate phosphatase in leaves. II. Distribution, physiological considerations, and comparison with p-glycolate phosphatase. Plant

Physiol. **48:** 480-487.

Reumann S., Quan S., Aung K., Yang P., Manandhar-Shrestha K., Holbrook D., Linka N., Switzenberg R., Wilkerson C.Y., Weber A.P.M., Olsen L.J., Hu J. (2009) In-depth proteome analysis of *Arabidopsis* leaf peroxisomes combined with *in vivo* subcellular targeting verification indicates novel metabolic and regulatory functions of peroxisomes. Plant Physiol. **150:** 125-143.

Reumann S., Weber A.P. (2006) Plant peroxisomes respire in the light: some gaps of the photorespiratory C_2 cycle have become filled – other remain. Biochem. Biophys. Acta **1763:** 1496-1510.

Richardson K.E., Tolbert N.E. (1961) Phosphoglycolic acid phosphatase. J. Biol. Chem. **236:** 1285-1290.

Rose Z.B. (1976) A procedure for decreasing the level of 2,3-bisphosphoglycerate in red cells *in vitro*. Biochem. Biophys. Res. Commun. **73:** 1011-1017.

Rose Z.B., Grove D.S., Seal S.N. (1986) Mechanism of activation by anions of phosphoglycolate phosphatases from spinach and human red blood cells. J. Biol. Chem. **261(24):** 10996-11002.

Rose Z.B., Liebowitz J. (1970) Direct determination of 2,3-diphosphoglycerate. Anal. Biochem. **35(1):** 177-180.

Rose Z.B., Salon J. (1979) The identification of glycolate-2-P as a constituent of normal red blood cells. Biochem. Biophys. Res. Commun. **87:** 869-875.

Schneidereit J., Hausler R., Fiene G., Kaiser W.M., Weber A.P.M. (2006) Antisense repression reveals a crucial role for the plastidic 2-oxoglutarate/malate translocator DiT1 at the interface between carbon and nitrogen metabolism. Plant J. **45:** 206-224.

Schwarte S., Bauwe H. (2007) Identification of the photorespiratory 2-phosphoglycolate phosphatase, PGLP1, in *Arabidopsis*. Plant Physiol. **144:** 1580-1586.

Seal S.N., Rose Z.B. (1987) Characterization of a phosphoenzyme intermediate in the reaction of phosphoglycolate phosphatase. J. Biol. Chem. **262(28):** 13496-13500.

Servaites J.C., Ogren W.L. (1977) Chemical inhibition of the glycolate pathway in soybean leaf cells. Plant Physiol. **60:** 461-466.

Šesták Z., Jarvis P.G., Catsky J. (1971) Criteria for the selection of suitable methods. In: Plant photosynthetic production. Manual of methods (Šesták Z., Jarvis P.G., Catsky J., eds.). W. Junk Publishing Co., Hague: 1-48.

Somerville C.R. (2001) An early *Arabidopsis* demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. Plant Physiol. **125(1):** 20-4.

Somerville C.R., Ogren W.L. (1979) A phosphoglycolate phosphatase-deficient mutant of *Arabidopsis*. Nature **280:** 833-836.

Somerville C.R., Ogren W.L. (1980) Inhibition of photosynthesis in *Arabidopis* mutants lacking leaf glutamate synthase activity. Nature **286:** 257-259.

Spear D., Vora S. (1986) Demonstration and quantification of phosphoglycolate in human red cells: a potential regulator of 2,3-DPG metabolism. Fed. Proc. **45:** 1840.

Suzuki K., Mamedov T.G., Ikawa T. (1999) A mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* with reduced rate of photorespiration. Plant Cell Physiol. **40:** 792-799.

Suzuki K., Marek L.F., Spalding M.H. (1990) A photorespiratory mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant Physiol. **93:** 231-237.

Takahashi S., Bauwe H., Badger M. (2007) Impairment of the photorespiratory pathway accelerates photoinhibition of photosystem II by suppression of repair but not acceleration of damage processes in *Arabidopsis*. Plant Physiol. **144:** 487-494.

Tolbert N.E. (1973) Activation of polyphenol oxidase of chloroplasts. Plant Physiol. **51:** 234-244.

Tolbert N.E. (1981) Metabolic pathways in peroxisomes and glyoxysomes. Annu. Rev. Biochem. **50:** 133-157.

Tolbert N.E. (1997) The C2 oxidative photosynthetic carbon cycle. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. **48:** 1-15.

Turner V.S., Hopkinson D.A. (1981) Biochemical characterization of the genetic variants of human phosphoglycolate phosphatase (PGP). Ann. Hum. Genet. **45(2):** 121–127.

Van den Bosch H., Schutgens R.B., Wanders R.J., Tager J.M. (1992) Biochemistry of peroxisomes. Annu. Rev. Biochem. **61:** 157-197.

Voll L.M., Jamai A., Renne P., Voll H., McClung C.R., Weber A.P.M. (2006) The photorespiratory *Arabidopsis* shm1 mutant is deficient in SHM1. Plant Physiol. **140:** 59-66.

Walker J.L., Oliver D.J. (1986) Glycine decarboxylase multienzyme complex. Purification and partial characterization from pea leaf mitochondria. J. Biol. Chem. **261:** 2214-2221.

Walker K., Givan C., Keys A.G. (1984) Glutamic acid metabolism and the photorespiratory nitrogen cycle in wheat leaves. Plant Physiol. **75(1):** 60-66.

Walton N.J., Butt V.S. (1981) Metabolism and decarboxylation of glycollate and serine in leaf peroxisomes. Planta **155:** 218-224.

Weber A., Flügge U.-I. (2002) Interaction of cytosolic and plastidic nitrogen metabolism in plants. J. Exp. Bot. **53:** 865-874.

Wingler A., Lea P.J., Quick W.P., Leegood R.C.

(2000) Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. Philos. Trans R. Soc. Lond. B. Bio. Sci. **355:** 1517-1529.

Wingler A., Quick W.P., Bungard R.A., Bailey K.J., Lea P.J., Leegood R.C. (1999) The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. Plant Cell Environ. **22:** 361-373.

Wolfendon R. (1970) Binding of substrate and transition state analogs to triosephosphate isomerase. Biochem. **9:** 3404-3407.

Yu C., Claybrook D.L., Huang A.H.C. (1983) Transport of glycine, serine, and proline into spinach leaf mitochondria. Arch. Biochem. Biophys. **227:** 180-187.

Zelitch I. (1966) Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. Plant Physiol. **41:** 1623-1631.

Zelitch I. (1971) Photosynthesis, photorespiration, and plant productivity. Acad. Press, New York/London: 247 p.

Zelitch I. (1972) The photooxidation of glyoxylate by envelope-free spinach chloroplasts and its relation to photorespiration. Arch. Biochem. Biophys. **150:** 698-707.

Zelitch I. (1973) Plant productivity and the control of photorespiration. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **70(2):** 579-584.

Zelitch I. (1975) Improving the efficiency of photosynthesis. Science **188:** 626-633.

Zelitch I., Day P.R. (1973) The effect on net photosynthesis of pedigree selection for low and high rates of photorespiration in tobacco. Plant Physiol. **52:** 33-37.

Zelitch I., Schultes N.P., Peterson R.B., Brown P., Brutnell T.P. (2008) High glycolate oxidase activity is required for survival of maize in normal air. Plant Physiol. **149:** 195-204.

C.Ə. Əliyev

Buğda və Soya Genotiplərinin (*Triticum* L.) Fotosintezi, Fototənəffüsü və Məhsuldarlığı

Tarlada böyük sahədə yetişdirilən, fotosintez göstəricilərinə, məhsuldarlığına və su qıtlığına tolerantlığına görə kontrast müxtəlif buğda və soya genotiplərində infraqırmızı qaz analizator (URAS-2T, Almaniya) vasitəsilə karbon qazı mübadiləsinin intensivliyinin, $^{14}CO_2$ tətbiq etməklə fotosintetik karbon metobalizminin və CO_2-nin ilkin fiksasiyasında iştirak edən RBFK/O fermentinin fəallığının tədqiqi üzrə 40 il müddətində toplanmış çoxsaylı ölçmələrin nəticələri təqdim olunmuşdur. Müəyyən olunmuşdur ki, optimal arxitektonikaya malik yüksək məhsuldar (7-9 t/ha) buğda genotipləri yarpağın ontogenezi zamanı CO_2-nin daha yüksək assimilyasiya intensivliyinə malikdirlər. Yüksək məhsuldar genotiplər üçün potensial və xalis fotosintezin yüksək intensivliyi ilə yanaşı, fototənəfüsün yüksək kəmiyyəti də səciyyəvidir. Ontogenez zamanı xalis fotosintezin və fototənəffüsün intensivliyinin paralel artımı müşahidə olunur. Orta (4-5 t/ha) və aşağı (3 t/ha) məhsuldarlığa malik genotiplər həm CO_2- nin assimilyasiyasının, həm də fototənəffüsün aşağı intensivliyi ilə səciyyələnirlər. Müxtəlif məhsuldarlığa malik genotiplərdə xalis fotosintezin fototənəffüsə nisbəti orta hesabla 3:1-ə bərabərdir. Kontrast genotiplərdə fototənəffüsün intensivliyi fotosintezin intensivliyinin təxminən 28-35%-ni təşkil edir. Flaq yarpaqların inkişafı zamanı və sünbül elementlərində RBFO fermentinin fəallığının dəyişməsi RBFK-nın fəallığının dəyişməsi ilə eynidir. Yüksək məhsuldar genotiplərdə RBF-ın oksigenaza fəallığı aşağı məhsuldar genoiplərə nisbətən yüksəkdir. Karbonun əsas nəql olunma forması olan saxarozanın və qlikalat metobalizmi məhsullarının biosintez sürəti, CO_2-nin assimilyasiya sürəti və RBF/O fəallığı ilə də korrelyasiya edir. Yüksək məhsuldar genotiplər qlisin+serin fondunun yüksək biosintez sürəti ilə səciyyələnirlər, həmçinin fototənəffüsün daha yüksək intensivliyinə malikdirlər. Qlisin+serin fondunun biosintez sürətinin dəyişmə xarakteri, RBF-ın karboksilaza və oksigenaza fəallıqlarının nisbəti və CO_2-nin assimilyasiya intensivliyi yarpağın ontogenezi zamanı fotosintezin və fototənəffüsün intensivliyinin paralel dəyişməsini göstərir. Fotosintez və fototənəffüsün yüksək intensivliyi əlverişli fenotipik əlamətlər, optimal yarpaq indeksi və arxitektonika ilə birgə buğda və soya genotiplərinin yüksək məhsuldarlığını müəyyən edir. Beləliklə, uzun illər fototənəffüsün israfçılıq olması haqda yaranan fikirlərin əksinə olaraq, fototənəffüsün müxtəlif aspektlərinin çoxsaylı tədqiqi sübut etməyə imkan verir ki, fototənəffüs yaşıl bitkilərdə təkamül prosesində formalaşmış həyati əhəmiyyətli metobalik proseslərdən biridir. Bitkilərin məhsuldarlığını artırmaq məqsədilə müxtəlif yollarla bu prosesin qapanması cəhdləri əsassızdır. İlk dəfə olaraq eukariot orqanizm *Chlamydomonas reinhardtii* yaşıl yosunundan fototənəffüsün əsas fermenti olan fosfoqlikatfosfataza homogen halda alınmış və onun nukleotid və aminturşu ardıcıllığı təyin olunmuşdur (NCBl Nucleotide 1:AB052169). Fototənəfüsün metobalik prosesləri yarpaqda fotosintezlə eyni bir vaxtda işıqda baş verdiyindən, ehtimal ki, ayrılan enerji fotosintezin müəyyən reaksiyalarının təmin olunması üçün istifadə olunur.

J.A. Aliyev

Photosynthesis, Photorespiration and Productivity of Wheat and Soybean Genotypes

The results of the numerous measurements obtained during the last 40 years on gas exchange rate using an infrared gas analyzer URAS-2T (Germany), photosynthetic carbon metabolism by exposition in $^{14}CO_2$ and activities of enzyme of primary carbon fixation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBPC/O), in various wheat and soybean genotypes grown over a wide area in the field and contrasting in photosynthetic traits and productivity are presented in this paper. It was established that high productive (7-9 t ha^{-1}) wheat genotypes with the optimal architectonics possess higher rate of CO_2 assimilation during leaf ontogenesis. Along with the high rate of photosynthesis, high values of photorespiration are characteristic for high productive genotypes. There is a parallel increase in the rates of true photosynthesis and photorespiration in ontogenesis. Genotypes with moderate (4-5 t ha^{-1}) and low (3 t ha^{-1}) grain yield are characterized by relatively low rates of both CO_2 assimilation and photorespiration. The ratio of true photosynthesis to photorespiration in genotypes with different productivity is equal on average to 3:1. A value of photorespiration constitutes 28-35% of photosynthetic rate in contrasting wheat genotypes. The activities of RuBP carboxylase and RuBP oxygenase were changing in a similar way in the course of the flag leaf and ear elements development. RuBP oxygenase activity was higher in high productive wheat genotypes than in low productive ones. The rates of sucrose (the main transport metabolite in plants) biosynthesis and products of glycolate metabolism also correlate with the CO_2 assimilation rate and the activity of RuBP oxygenase. High productive genotypes are also characterized by a higher rate of biosynthesis and total value of glycine-serine and a higher photosynthetic rate. Pattern of changes in biosynthesis rate and total value of glycine-serine as well as ratio of RuBP carboxylase to oxygenase activities and CO_2 assimilation rate predisposes to parallel change in the rates of photosynthesis and photorespiration during leaf ontogenesis. High rates of photosynthesis and photorespiration in conjunction with favourable photosynthetic traits, an optimum leaf area index and the best architectonics define high productivity of wheat genotypes. Therefore, contrary to conception arisen during many years on wastefulness of photorespiration, taking into account the versatile investigations on different aspects of photorespiration it was proved that photorespiration is one of the evolutionary developed vital metabolic processes in plants and the attempts to reduce this process with the purpose of increasing the crop productivity are inconsistent. Phosphoglycolate phosphatase, a key enzyme of photorespiration was first homogeneously purified from eukaryotic green algae *Chlamydomonas reinhardtii* with subsequent determination of complete nucleotide and deduced amino acid sequences (NCBI Nucleotide 1:AB052169). Since metabolic processes of photorespiration in the leaf occur in the light simultaneously with photosynthesis, it is evident that released energy is used in certain reactions of photosynthesis.